PARIJS

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.
A.O. 12 117

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

la THESE présentée

en vue de l'obtention

du grade de DOCTEUR ès SCIENCES

à l'Université Pierre et Marie Curie

- Paris 6ème -

par

Lucas GRUNER

CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE DES SCARABAEIDES ANTILLAIS

Soutenue le 28 Novembre 1975 devant le jury composé de :

Mme J. RACCAUD - SCHOELLER
MM. B. HURPIN
P. PESSON
F. RAMADE
M. VERDIER

Ann. Zool.-Écol. anim., 1973, **5** (3), 385-424.

RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT, AU COURS DE SA VIE IMAGINALE DE *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL. (*COLEOPTERA : SCARABAEIDAE*)

L. GRUNER

avec la collaboration technique de D. MARIVAL

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.,
97170 Petit Bourg (Guadeloupe)

Annales de Zoologie - Écologie animale
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, 75007 Paris

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Ann. Zool.-Écol. anim., 1973, **5** (3), 385-424.

RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT, AU COURS DE SA VIE IMAGINALE DE *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL. (*COLEOPTERA : SCARABAEIDAE*)

L. GRUNER
avec la collaboration technique de D. MARIVAL

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.,
97170 Petit Bourg (Guadeloupe)

RÉSUMÉ

De nombreux représentants du genre américain *Phyllophaga* commettant des dégâts considérables aux cultures ont fait l'objet de recherches intensives. Cependant d'importantes lacunes subsistent dans les connaissances acquises sur le comportement des adultes. Aussi *P. pleei*, très commun en Guadeloupe, est choisi comme prototype des hannetons des régions tropicales. La période d'activité des adultes est définie au cours de l'année en liaison avec les facteurs température et surtout pluviométrie. Le rythme des envols du soir et du matin, le rôle de la lumière dans ces envols, la hauteur, la direction et les distances de vol ont fait l'objet de nombreuses observations tant dans la nature qu'au laboratoire, en relation avec l'âge et le sexe des insectes. La durée des différentes périodes d'activité au cours de la vie imaginale, les déplacements et comportements particuliers tels accouplement et ponte qui les accompagnent ont été évalués et décrits en se référant le plus souvent possible aux données connues chez d'autres Scarabéides. L'intérêt des études présentées dans la mise au point de méthodes d'interventions adaptées à ce type d'insecte est mis en évidence par quelques exemples précis concernant *P. pleei* BL.

INTRODUCTION

La majorité des espèces appartenant au genre *Phyllophaga* occupe le sud du Canada, la partie centrale et est des États-Unis, le Mexique et les Grandes-Antilles. Puis les espèces se raréfient en Amérique centrale et quelques-unes se rencontrent encore au Brésil. C'est dire que ce genre américain s'étend des zones tempérées aux régions tropicales de l'hémisphère nord.

L'importance des dégâts dus à nombre de *Phyllophaga* est à la mesure de leur extension. Ainsi dans l'est du Canada, les pertes dues aux Vers blancs durant les 50 dernières années se sont chiffrées à plusieurs milliers de dollars (HAMMOND, 1960). Les larves principalement de *P. anxia* LEC. et de *P. fusca* FROC. commettent des dégâts considérables certaines années dans les prairies permanentes ou les cultures de céréales, particulièrement si le sol est léger et humide (20 à 40 p. 100) (CRIDDLE, 1918; GUPY et HARCOURT, 1970); les adultes peuvent défeuiller totalement des peupliers, des chênes (HAMMOND, 1934). De même *P. rugosa* MELSH., *P. nitida* LE CONTE sont des plus nocifs dans les pépinières et les jeunes plantations de conifères du Manitoba (NAIRN et WONG, 1965).

Aux États-Unis, des dégâts de même nature dans les prairies et les champs de céréales sont dus aux larves de *P. rugosa* MELSH., *P. futilis* LEC., *P. hirticula* KNOCH. dans l'Ohio (NEISWANDER, 1963), de *P. anxia* LEC. dans le Nebraska (JARVIS, 1966), de *P. lanceolata* SAY, *P. crinita* BURM. et *P. cribosa* LEC, dans le Texas (REINHARD, 1940; DANIELS, 1966) pour ne citer que les espèces les plus importantes. Les pertes occasionnées atteignent un niveau considérable, puisque la lutte chimique dans les cultures de maïs de l'Illinois permet un bénéfice net de 15 à 25 millions de dollars suivant les années (DECKER, BRUCE et BIGGER, 1965). Cette augmentation des dégâts depuis un siècle semble liée à l'évolution des systèmes de cultures vers la monoculture sur de grandes superficies (LUGINBILL et PAINTER, 1953).

En milieu tropical, nombre d'espèces sont nuisibles à la Canne à sucre, telles *Phyllophaga crinalis* BATES et *P. sturni* BATES dans le golfe du Mexique (FLORES et ABARCA, 1961), divers *Cnemarachis* sp. à Cuba (SCARAMUZA, 1959); *P. portoricensis* SMYTH et *P. vandinei* SMYTH ont donné lieu à de telles pullulations qu'il était nécessaire de replanter la Canne à sucre chaque année à Porto Rico (WOLCOTT, 1950, MARTOREL et GAUD, 1965).

L'importance économique de ces ravageurs a justifié de nombreux travaux de recherches, principalement sur les larves, tant au point de vue systématique que biologique, écologique, éthologique, en vue d'adapter des moyens de lutte. Par contre, les travaux relatifs à l'éthologie des adultes sont moins nombreux et n'atteignent pas ceux réalisés pour d'autres Melolonthides, tels *Amphimallon majalis* RAZ (EVANS et GYRISCO, 1959; TASHIRO *et al.*, 1967, 1969) ou *Melolontha melolontha* L. en Europe (SCHNEIDER F., 1952 *a* et *b*; COUTURIER, 1967; COUTURIER et ROBERT, 1955, 1958; STENGEL et MEDIONI, 1968).

Dans le cadre des recherches effectuées en Guadeloupe sur les Scarabéides, nous avons entrepris l'étude de divers aspects de l'éthologie des adultes en choisissant *Phyllophaga pleei* BL. comme type de Melolonthide des régions tropicales humides. Les larves consomment principalement des graminées et commettent des dégâts dans les pelouses, tandis que les adultes peuvent défeuiller divers arbres, dont certains sont cultivés tels les *Sapotacées*, ainsi que les feuilles des bananiers bordant les plantations (BONFILS et OLIVIER, 1965; GRUNER, 1969). Bien que cette espèce ne constitue pas un problème économique des plus importants actuellement, son abondance et son observation relativement aisée ont déterminé ce choix.

Les insectes parfaits pullulent à certaines périodes de l'année, et les facteurs climatiques (température et pluviométrie) semblent avoir une action importante dans le déterminisme des sorties des jeunes imagos. Nous avons tenté d'en préciser l'influence.

Après sa sortie de terre, l'adulte s'envole à la tombée de la nuit en réponse à divers stimuli, et après une activité nocturne retourne s'enfouir dans des loges pour passer le jour. Nous avons suivi ces déplacements afin d'en connaître l'ampleur et la durée.

En se référant à l'état des ovaires, nous pouvons délimiter les différentes phases d'activité des femelles, auxquelles correspondent des comportements particuliers tels l'alimentation, l'accouplement et la ponte. Nous avons observé ces comportements et cherché à situer leur rôle au cours de la vie imaginale.

A. — PÉRIODE D'ACTIVITÉ DES ADULTES DE *P. PLEEI* AU COURS DE L'ANNÉE

Dans les pays tempérés d'Amérique du nord, les adultes de *Phyllophaga* sortent au printemps, et SWEETMAN a mis en évidence dès 1931 l'importance du facteur température tant dans le déterminisme du début de la génération printanière que dans l'explication des variations journalières. La pression de l'air n'intervient en aucune façon mais le vent peut influer sur le vol des insectes lorsqu'il est très violent,

En Guadeloupe, nous pouvons rencontrer des adultes pendant toute l'année. mais leur nombre, très faible au cours des mois d'hiver augmente rapidement en début de saison des pluies (mars-avril).

1. — *Influence du climat*

a) *Technique d'étude.*

Ces insectes ont des mœurs nocturnes et s'alimentent au cours de la nuit aux dépens du feuillage de divers végétaux (GRUNER, 1969) tels les *Sapotacées* et le bananier. Il est aisé d'observer les dégâts caractéristiques qu'ils commettent sur ces feuilles et ainsi d'avoir un indice indirect de la présence des adultes dans la nature. Nous avons utilisé cette méthode qualitative pour définir l'aire géographique de cette espèce.

Il est plus exact de compter directement les insectes en début de nuit sur un nombre donné de bananiers ou de végétaux consommés par les adultes. Cette technique nous donne une indication de la période de pleine activité au cours de l'année mais est pratiquement impossible à réaliser chaque soir, et l'évolution de la population ne tient pas compte des importantes variations journalières qui peuvent exister.

Il est possible de suivre les sorties de terre des jeunes insectes en disposant au-dessus du sol des filets (fig. 1) suivant la technique utilisée par HURPIN (1956) dans les études de populations de *M. melolontha*. Cependant il est nécessaire de couvrir une surface suffisamment importante de foyer larvaire bien infesté pour avoir des chiffres notables : en 1971, 6 filets couvrant au total 110 m² de sol gazonné ont été nécessaires pour obtenir 714 adultes en avril et 102 en mai. Les récoltes sont manuelles sous les filets, et les insectes s'enfouissant le jour en terre, il est nécessaire d'effectuer les contrôles la nuit, au moins 4 fois par semaine, ce qui rend la technique fastidieuse. En outre les données sont difficilement comparables d'une année à l'autre en raison

de la multiplicité des biotopes de dimensions réduites qu'occupe cet insecte, limitant une reproduction de l'expérience dans des conditions strictement semblables. C'est cependant la seule méthode permettant de récupérer les adultes au cours de leur premier vol.

FIG. 1. — *Filet de nylon à maille carrée de 5 mm de côté tendu à 40 cm au-dessus du sol pour capturer les adultes de* Phyllophaga pleei BL. *à leur sortie de terre*

Les insectes qui volent en début de nuit étant attirés par la lumière, il est possible de recourir aux pièges lumineux. L'intensité de la lumière est un facteur à ne pas négliger, car aux fortes intensités les insectes s'immobilisent à une certaine distance de la source. La comparaison de lampes de 250 watts enrichies en rayons ultraviolets, avec des tubes bleus de 20 watts à rayons ultraviolets (pic d'émission à 440 nm), et des tubes à lumière noire de 20 watts (pic à 365 nm) a montré la nette prépondérance de ces derniers, comme TASHIRO *et al.* (1967, 1969) l'avaient signalé pour *Amphimallon majalis* et FROST (1954) dans une étude plus générale. Nous

avons constaté que le tube de lumière noire attire 5 fois plus d'insectes que la lampe de 250 W et 3 fois plus que le tube bleu.

Aussi, pour suivre l'évolution de la population adulte au cours de l'année nous avons utilisé un piège du type de celui mis au point pour le hanneton européen

FIG. 2. — *Piège lumineux équipé en lumière noire utilisé pour récolter les Scarabéides volant chaque soir*

(FROST, 1957; TASHIRO *et al.*, 1967), à trois volets verticaux équipé d'un tube de lumière noire de 20 watts (fig. 2), et fonctionnant toute la nuit ; un grillage limite l'entrée des insectes de grande taille car ce piège n'est pas spécifique pour *P. pleei*. Les relevés sont journaliers, avec comptage des insectes par sexe et par catégorie d'âge pour les femelles.

b) *Résultats.*

Les nombres cumulés toutes les semaines d'insectes venant au piège nous donnent les profils d'activités des adultes de *Phyllophaga pleei* pour les années 1970, 1971 et la première moitié de 1972 (fig. 3). Il apparaît une similitude d'une année sur

l'autre quant à la période de pleine activité, de fin mars à début juin. Une seconde vague de sorties d'insectes, beaucoup moins importante, s'étale au cours des mois de septembre-octobre, mais elle semble moins définie dans le temps que la première.

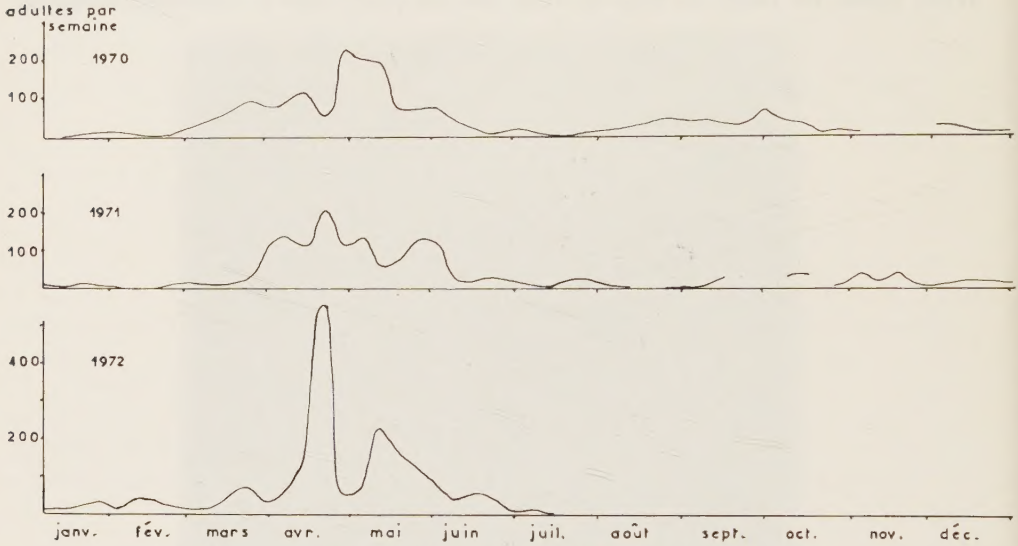


FIG. 3. — *Profils d'activité annuelle des adultes de* Phyllophaga pleei *à Duclos en 1970, 197 et 1972*

Le total des insectes venus au cours des mois de mars à juin représente : 67 p. 100 (sur 2179 insectes) en 1970 et 73 p. 100 (sur 1855) en 1971, de l'ensemble des captures de l'année. En 1972, 1984 insectes ont été pris au cours de cette même période, ce qui laisse à penser que la population globale sera supérieure à celle des années précédentes.

Pour étudier l'influence du climat sur la sortie des insectes, nous avons pris en considération les facteurs température et pluviométrie.

La température moyenne en Guadeloupe varie peu : à Duclos elle passe de 22°C en février-mars à 25°C en juin-juillet. Les températures maximales et minimales de l'air au sol et à 2 mètres sous abri météorologique, ainsi que les températures du sol à 10 et 20 cm évoluent dans le même sens que la température moyenne, l'amplitude des variations journalières étant plus amortie dans le sol. Aussi nous n'avons tenu compte que de la température moyenne.

La pluviométrie est un facteur important comme l'atteste la figure 4. A chaque pluie d'au moins quelques millimètres correspond dans la semaine qui suit une recrudescence des sorties, et ceci durant toute la période qui précède le maximum des captures. Celles-ci comprennent à la fois des hannetons qui sortent de terre pour la première fois et des *Phyllophaga* qui s'étaient réenfouis après un ou plusieurs vols antérieurs.

Il serait plus juste de ne considérer que les insectes de la première catégorie, mais il n'est guère possible de les reconnaître chez les mâles. De plus, en comparant à l'ensemble des insectes venus au piège les femelles jeunes que l'on peut distinguer par dissection, des femelles ayant des ovocytes mûrs et des femelles âgées ayant

déjà pondu, les variations sont similaires au moins jusqu'au maximum. Aussi, nous avons considéré les données globales qui ont en plus l'avantage de présenter moins de zéros.

Pour mettre en évidence une corrélation avec la température journalière ou la pluviométrie, nous avons utilisé les chiffres des captures de l'année 1972, entre le début de janvier alors que la population est nulle et le 19 avril, date où elle est maximale. HOLMAN (1968) a cependant trouvé que dans tous les cas où elle existait la liaison avec divers facteurs physiques était plus nette en prenant le logarithme des captures d'*Euetheola rugiceps* (Coléoptère *Dynastinae*). KING (1963 et 1969) a recours pour *Bothymus gibbosus* (*Dynastinae*) à des données « amorties » tenant compte des captures de la veille et du lendemain ; trois données consécutives a, b et c sont utilisées sous la forme $\frac{a + 2b + c}{4}$ pour corriger le terme b.

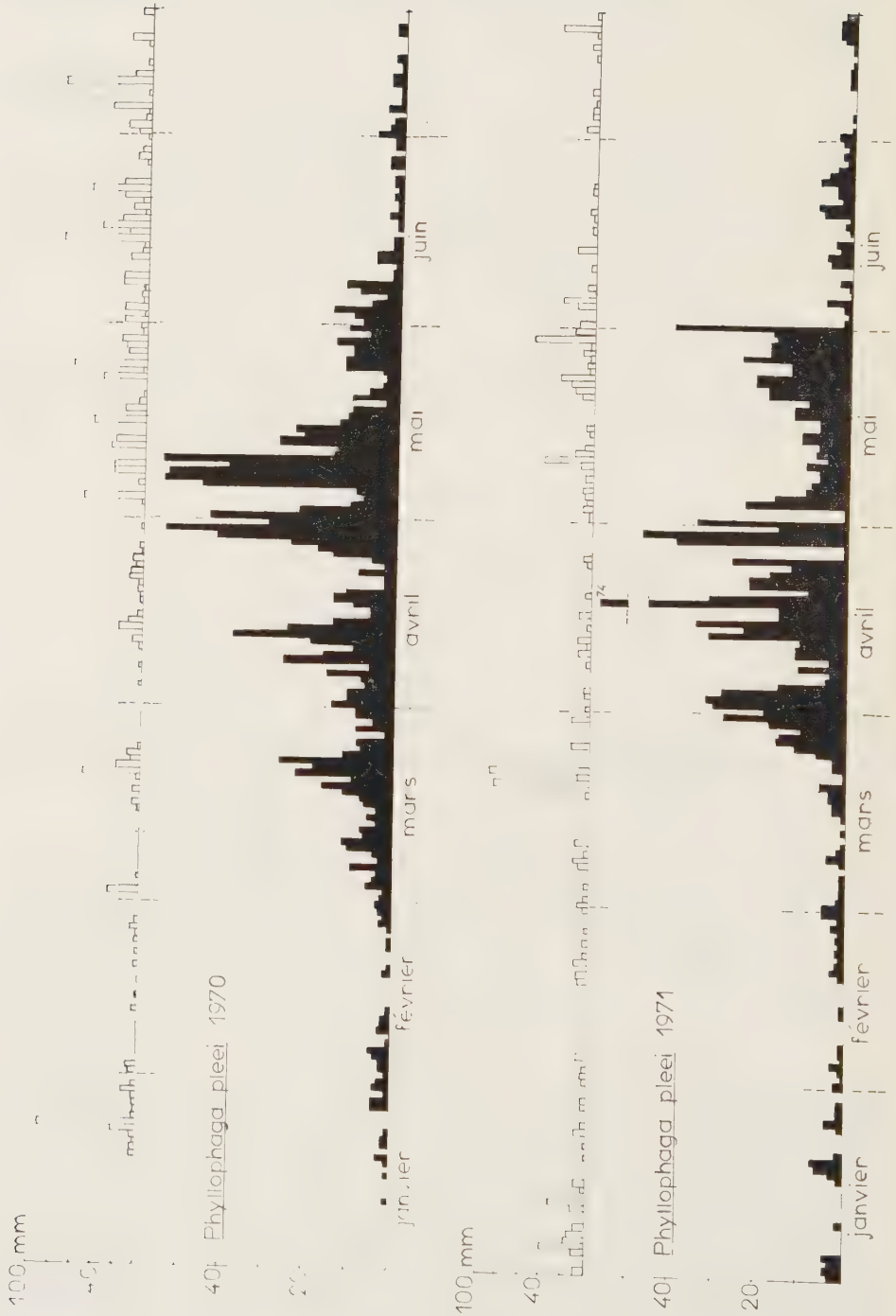
Nous avons employé pour nos calculs les captures (C) de *Phyllophaga pleei*, les données amorties des captures (Ca), ainsi que les logarithmes log (C + 1) et log (Ca + 1). Le tableau 1 résume les principales relations ainsi mises en évidence.

TABLEAU I

Corrélations entre la température ou la pluviométrie et les captures au piège lumineux de Phyllophaga pleei *entre le 1er janvier et le 19 avril 1972*

Facteur physique	Captures	Coeff. de corrélation	Degré de signification
Pluie du jour en mm	c	0,022	—
— (données amorties)	ca	0,181	0,10
— (amortie) 5 jours avant	ca	0,379	0,01
	log (ca + 1)	0,236	0,02
— (amortie) 10 jours avant	ca	0,218	0,05
	log (ca + 1)	0,214	0,05
Somme spluie: 5 jours précédents	ca	0,279	0,01
7 — —	c	0,408	0,01
	ca	0,413	0,01
	log (c + 1)	0,246	0,02
	log (ca + 1)	0,263	0,02
10 jours	ca	0,119	—
15 jours	ca	0,074	—
Température moyenne	c	0,026	—
—	log (c + 1)	0,177	0,10

Il apparaît que le facteur prépondérant pour les sorties de cet insecte est la pluviométrie, estimée d'après la somme des pluies tombées au cours des 7 jours précédents, ou bien d'après la pluie tombée 5 jours avant. Cela donne une idée du délai de réponse à une pluie, qui serait de l'ordre d'une semaine au cours des 3 premiers mois et demi de l'année. Le facteur température a une action secondaire plus difficile à mettre en évidence, mais ses variations sont de faible amplitude. Il est à remarquer que la transformation logarithmique des données n'est pas intéressante


100 mm
40
Phyllophaga pleei 1970
janvier
février
mars
avril
mai
juin
100 mm
40
Phyllophaga pleei 1971
20
janvier
février
mars
avril
mai
juin

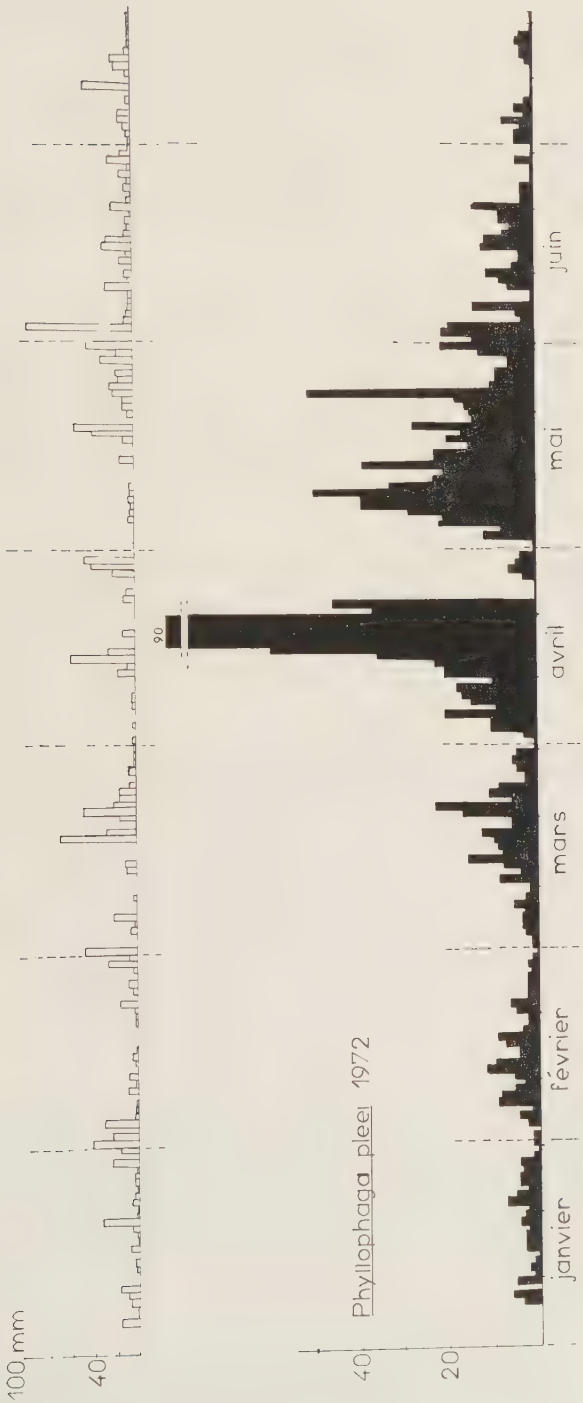


FIG. 4. — *Captures de* Phyllophaga pleei *et pluviométrie au cours des générations de printemps de 1970, 1971 et 1972*

dans les calculs de corrélation avec la pluviométrie, alors qu'elle confirme les observations de KING (1969) pour le facteur température. Par contre, l'emploi des données amorties améliore très légèrement les résultats.

Des calculs analogues avec les données de 1971 ont confirmé ces résultats.

Pour déterminer le mode d'action de ces facteurs climatiques sur les adultes, nous avons étudié au laboratoire l'influence de la température et de l'humidité du sol sur les imagos à leur naissance. Ceux-ci demeurent dans la loge nymphale avant de s'envoler pour la première fois durant un délai que nous appellerons *période de préenvol*.

2. — *Action de la température et de l'humidité du sol sur la période de préenvol*

Des insectes issus d'élevage au laboratoire sont placés par 5 couples dans une enceinte cylindrique en polyéthylène contenant 3 litres de terre d'humidité connue et un morceau de feuille de bananier servant d'aliment aux insectes sortis de terre. Chaque nuit à 21 heures ces derniers sont retirés du dispositif.

a) *Action de la température.*

De telles enceintes sont disposées à trois températures, 19, 24 et 29°C, c'est-à-dire dans des conditions qui dépassent nettement les variations que l'on rencontre dans la nature, dans le but d'amplifier le phénomène. L'humidité de la terre peut être considérée comme constante.

TABLEAU 2

Action de la température sur la durée de préenvol en jours
(humidité de la terre : 30 p. 100)

Température °C	Nombre d'insectes	Durée de préenvol
19	30	28,0 (10-43)
24	37	23,5 (7-58)
29	34	15,4 (5-58)

D'après le tableau 2, une augmentation de la température du sol entraîne une diminution de la durée de préenvol. Dans la nature, l'augmentation de la température moyenne entre mars et juin est inférieure aux variations expérimentales que nous avons utilisées, mais permet d'expliquer en partie le groupement des sorties des adultes à cette époque.

b) *Action de l'humidité du sol.*

Les sols de l'aire géographique de *Phyllophaga pleei* sont en majorité des sols rouges ferralitiques ; leur taux d'humidité passe de 15 p. 100 en pleine saison sèche à 30 et 45 p. 100 après des pluies de 100 et de 200 mm, dans les 20 premiers centimètres.

A partir d'une terre à 15 p. 100 d'humidité, nous avons observé les sorties des insectes en simulant une pluie d'intensité et de date variables par des arrosages contrôlés. Les enceintes étant fermées de façon hermétique, nous avons considéré que le taux d'humidité a varié dans des proportions négligeables.

TABLEAU 3

Durée en jours de la période de préenvol suivant l'humidité du sol, les délais étant comptés à partir de la formation de l'imago

Température : 24°C

Humidité du sol en % du poids du sol	Nombre d'insectes	Durée de préenvol	Différence significative avec le témoin
Témoin : terre à 15 %	37	23,5 (7-58)	
+ 15 % d'eau le 10e jour	29	17,0 (5-40)	+ à 1 %
+ 15 % — 15e —	29	17,0 (8-25)	+ à 1 %
+ 15 % — 20e —	28	21,6 (12-47)	—
+ 30 % — 15e —	20	17,1 (6-37)	+ à 1 %

Le tableau 3 indique qu'un apport d'eau accélère le processus de maturation et amène l'insecte à sortir de terre et prendre son vol, si cet apport a lieu les 15 premiers jours qui suivent la mue imaginale. L'effet est le même que l'augmentation soit de 15 ou de 30 p. 100 d'eau.

Ce phénomène d'accélération de l'évolution des jeunes adultes avec l'accroissement de l'humidité du sol permet d'expliquer en partie leur rapide apparition sur les lieux de nourriture ou au piège lumineux dès la reprise des pluies. Si nous comparons les résultats obtenus suivant les sexes, il apparaît une légère différence, la durée de préenvol étant inférieure chez les mâles de 1 à 3 jours selon les individus. Ceci explique le fait qu'au piège lumineux les mâles précèdent de 1 à 2 jours les femelles, les maximum et minimum de captures étant décalés du même délai.

Des observations analogues ont été faites sur *Pleocoma* sp. (*Geotrupinae*) (Ellertson et Ritcher, 1959) : les adultes de *P. minor* d'un verger irrigué sont sortis plusieurs jours avant ceux d'un verger voisin non irrigué.

On ne doit pas exclure d'autre part une répercussion de l'humidité du sol sur les larves âgées et sur les nymphes. L'année 1971 a été marquée par une sécheresse, accentuée notamment au cours de la saison sèche qui précède les sorties d'adultes, or on a enregistré un nombre moindre d'insectes dans les pièges.

Ces observations vont dans le sens de celles réalisées entre 1916 et 1944 aux États-Unis sur le hanneton japonais *Popilia japonica* Newn. (Hawley, 1949) : les étés dont la pluviométrie était faible (inférieure à 250 mm pour juin, juillet et août) ont entraîné une diminution de la population larvaire et adulte l'année suivante.

3. — *Conclusions*

Dans les régions continentales et tempérées, le facteur principal conditionnant la sortie des Melolonthides est la température, comme Hurpin (1956) l'a montré

pour *Melolontha melolontha* L. en France, et SWEETMAN (1931) pour divers *Phyllophaga* sp. aux États-Unis.

En climat tropical les variations de températures sont faibles au cours de l'année, et l'on distingue plutôt les saisons suivant qu'elles sont sèches ou humides. Ce facteur pluviométrie est prépondérant tant sur les végétaux que sur la faune. L'influence de la reprise des pluies sur le début d'activité des adultes est d'autant plus nette que saison sèche et saison humide sont plus tranchées. Ainsi en Guadeloupe *Phyllophaga pleci* BL. occupe la partie de l'île exposée aux alizés et à la pluie, et bien que la distinction des saisons ne soit pas très accusée, nous avons pu mettre en évidence le rôle de ce facteur dans le déterminisme des sorties. Une autre espèce, *Phyllophaga patrueloides* PA. se développe dans la partie sèche de l'île, où les écarts entre les saisons climatiques sont plus marqués. La période d'activité des adultes de cette espèce est courte et dure 3 à 4 semaines seulement, dès que les premières pluies sont tombées.

Chez l'espèce étudiée ici, le facteur pluviométrie règle la durée de la période de préenvol par l'intermédiaire de l'humidité du sol, et le délai de réponse à une chute d'eau est d'une semaine. La température a un rôle moins important à cette période de la vie de l'insecte, toutefois ses variations éventuelles agissent sur la durée de la phase souterraine de préenvol.

Ces observations confirment celles de RAO (1964-1968) en Malaisie : les adultes de divers Melolonthides dont *Lachnosterna bidentata* restent dans la loge nymphale jusqu'à ce que la période sèche cesse et que la pluie humidifie le sol.

B. — RYTHMES JOURNALIERS D'ACTIVITÉ

A leur sortie de terre, les jeunes insectes s'envolent vers les lieux de nourriture au début de la nuit, en réponse à divers stimuli tels que la lumière, le profil du paysage. Ils sont actifs la nuit sur les arbres et arbustes dont ils consomment les feuilles puis retournent au matin dans des loges creusées dans le sol. Nous avons suivi ce rythme journalier afin d'en expliquer divers aspects et d'en montrer l'importance.

1. — *Activité nocturne*

a) *Heures et rythmes des envols.*

Chaque soir, les insectes quittent les loges dans le sol et s'envolent lorsque la nuit est déjà tombée. L'heure des premiers envols est pratiquement toujours la même autour de 19 heures, et se modifie en même temps que le coucher du soleil. L'écart entre le moment du premier envol et l'heure légale du coucher du soleil reste constant et est de 38 mn en moyenne (32-49) (fig. 5).

Nous avons suivi le rythme des envols par observation directe des insectes réunis dans un bac rempli de terre et placé dans une prairie dégagée. La figure 6 présente 2 exemples de rythmes d'envols du soir, parmi les 18 répétitions effectuées en 1970 : le nombre de vols s'accroît rapidement 5 à 10 mn après le premier départ, 80 p. 100 s'étant produits au bout de 3/4 d'heure, 90 p. 100 au bout d'une heure. Les irrégularités observées le soir du 16 avril sont liées à la présence d'une pleine lune

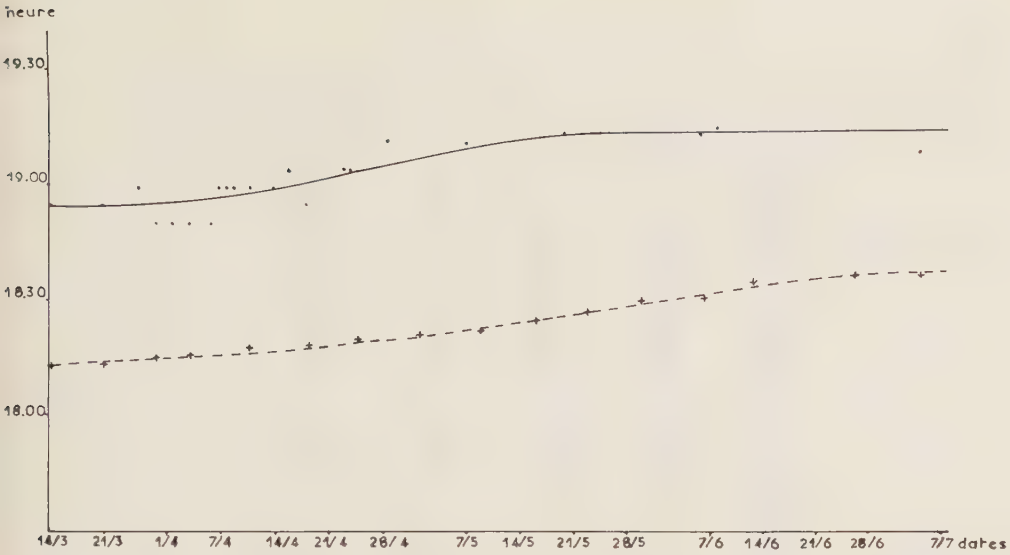


FIG. 5. — *Comparaison de l'heure du 1er envol de* P. pleei *le soir* (trait plein) *à celle du coucher du soleil* (trait tireté)

FIG. 6. — *Rythme des envols du soir des adultes de* Phyllophaga pleei BL.

très brillante masquée par moment par le passage de nuages ; sa brusque réapparition se traduit par une forte augmentation de l'éclairement (supérieure à 1 lux) et un ralentissement du rythme des envols pendant plusieurs minutes.

FIG. 7. — *Dénombrement toutes les 2 heures de* P. pleei *sur 2 rangées de bordure d'une bananeraie à Neufchateau* (nuit du 12 au 13 mai 1967)

Pour déterminer les déplacements des insectes au cours de la nuit, nous les avons comptés sur des feuilles de bananier toutes les 2 heures à partir de 20 heures, c'est-à-dire après la période des envols du soir. La figure 7 illustre un exemple de comptage réalisé sur 2 rangées de 32 bananiers bordant une plantation. Le nombre de *Phyllophaga* sur chaque plant reste pratiquement le même au cours de la nuit, c'est dire que les envols sont rares entre 20 h et 4 heures du matin. Les insectes s'alimentent pendant toute la nuit, et même des pluies importantes ne les font pas se déplacer.

A l'arrivée du jour, les insectes s'envolent à nouveau pour aller s'enfouir dans le sol. Ils quittent tous le site alimentaire dans un délai qui ne dépasse pas 15 mn, et les premiers partent alors que la nuit est encore noire (4 h 50), à 50 mn de l'heure légale du lever du soleil (derniers vols à 35 mn de cette heure officielle).

Le fait que matin et soir les premiers envols aient lieu à heure fixe suggère que la lumière constitue un stimulus fondamental. Les autres facteurs tels la température et l'humidité de l'air au niveau du sol changent rapidement en fin d'après-midi, mais n'évoluent plus guère au moment des envols.

b) *Rôle de la lumière dans les envols.*

Les adultes d'*Amphimallon majalis* RAZ. volent le soir lorsque l'intensité de la lumière devient inférieure à un seuil, et c'est l'intensité qui est le facteur déterminant (EVANS et GYRISCO, 1956). Par contre les adultes de *M. melolontha* L. répondent plutôt à la variation du spectre lumineux (COUTURIER et ROBERT, 1965 ; COUTURIER, 1967). Chez cette espèce la présence de radiations bleues (477 nm) inhibe l'action stimulante des radiations proches des ultraviolets (426 nm), ainsi que celle des radiations de longueurs d'onde inférieure (372 et 328 nm).

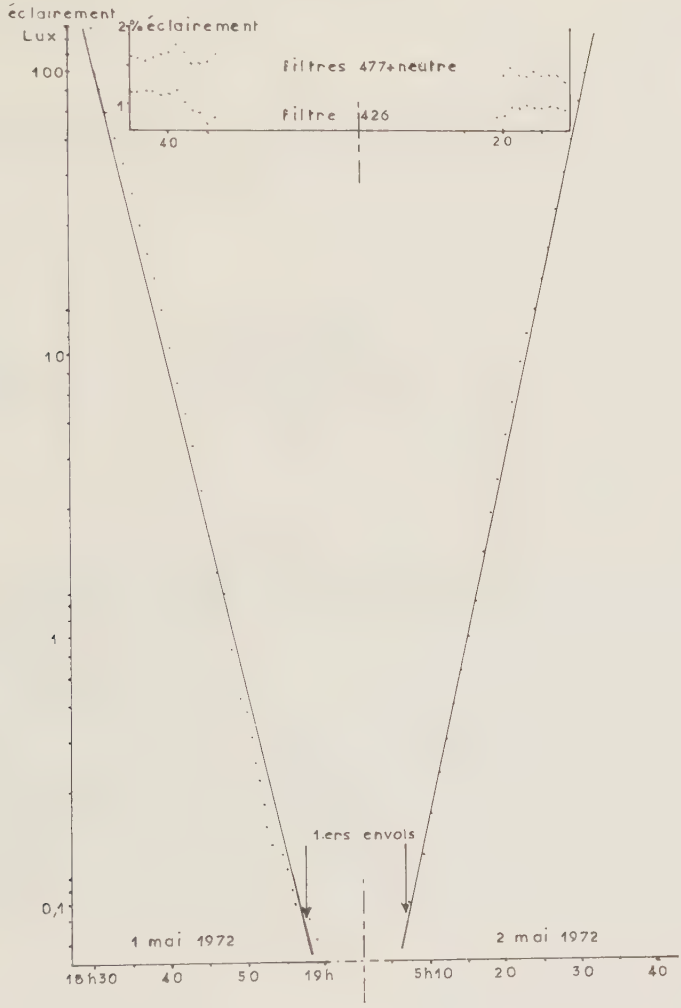


FIG. 8. — *Mesure de l'éclairement à la tombée de la nuit et au lever du soleil, et importance relative des rayons de 477 nm et de 426 nm* (nuit du 1er au 2 mai 1972 à Duclos). Chaque point correspond à une mesure

A l'aide d'une cellule au sélénium sensible également aux rayons ultraviolets nous avons examiné l'évolution de la lumière en fin de journée ainsi qu'au lever du jour, l'éclairement étant mesuré au luxmètre, ou grâce à un microampèremètre,

plus sensible. Le crépuscule et l'aurore sont des phénomènes très rapides en milieu tropical, et l'éclairement passe (le 1er mai 1972) de 1 000 lux à 18 h 05 à 0,1 lux à 18 h 53 soit 50 minutes plus tard (fig. 8). Il en est de même le matin ; un éclairement de 0,1 lux à 5 h 05 est déjà de 100 lux 25 minutes plus tard. Au moment de l'envol des adultes de *P. pleei*, il est de l'ordre de 0,1 lux, tant le soir qu'au matin.

En vue de vérifier l'importance de l'intensité lumineuse et de la composition spectrale dans le déterminisme des envols, nous avons enregistré les réactions des insectes au moyen d'un actographe mis au point par le laboratoire de Physiologie acoustique de Jouy-en-Josas (I. N. R. A.) pour les études de comportement de *M. melolontha*. Un capteur électro-acoustique insensible aux vibrations transmises par l'air recueille celles produites par les insectes en mouvement dans une cage grillagée et après amplification les transmet à un galvanomètre jouant le rôle d'oscillographe scripteur. L'activité des adultes est ainsi transcrite sur un papier à enroulement continu (Couturier, Antoine et Andrieu, 1961).

Les insectes utilisés (10 par expérience) appartenaient généralement aux 2 sexes, et étaient de jeunes imagos prélevés la veille soit directement sur le feuillage, soit capturés au piège lumineux.

— *Valeur de l'éclairement.*

En lumière naturelle à l'intérieur du laboratoire où la température reste constante (23°C) une activité intense se manifeste vers 19 heures, correspondant aux vols du soir (fig. 9 A). Au cours de la nuit, l'activité diminue pour être pratiquement nulle entre minuit et 4 h, puis une nouvelle agitation correspond aux vols du matin, vers 5 h, suivie d'un réflexe d'enfouissement qui ne cesse que lorsque les insectes sont dans l'obscurité (fig. 9 D).

Les conditions d'obscurité et de lumière artificielle sont étudiées en disposant au-dessus de la cage contenant les insectes une cloche en plastique souple noir sur un bâti de bois surmontée d'une lampe de loupe binoculaire branchée à un rhéostat. Les rayons lumineux traversent une cuve d'eau afin de limiter les échanges thermiques.

Une lumière artificielle de 600 lux inhibe les envols du soir (fig. 9 B), et si nous mettons les adultes dans l'obscurité totale, ils s'envolent après un délai de 10 mn. En diminuant progressivement l'éclairement au moment des envols, 20 lux suffisent pour les inhiber, alors qu'un éclairement de l'ordre de 1 lux n'est pas suffisant (fig. 9 C). Il est possible de provoquer le vol du matin en avance par rapport à l'heure normale par un éclairement de 0,9 lux (fig. 9 E) : les insectes s'envolent ici à minuit au lieu de 5 h du matin.

L'éclairement est donc bien un facteur prépondérant dans le déterminisme des envols, mais il n'a pas toujours le même effet. A la fin de la phase éclairée la photoinhibition n'est levée que par des éclairements très faibles ou nuls (obscurité), alors qu'à la fin de la phase obscure c'est le contraire, il y a stimulation des vols par la lumière ; l'obscurité inhibe l'activité.

— *Rythme interne.*

Si au lever du jour les insectes sont maintenus dans l'obscurité au moyen de la cloche noire placée sur le dispositif, nous observons une activité intense de 4 h 30 à 5 h, c'est-à-dire à l'heure habituelle des vols matinaux, et ceci malgré l'absence de stimulus lumineux.

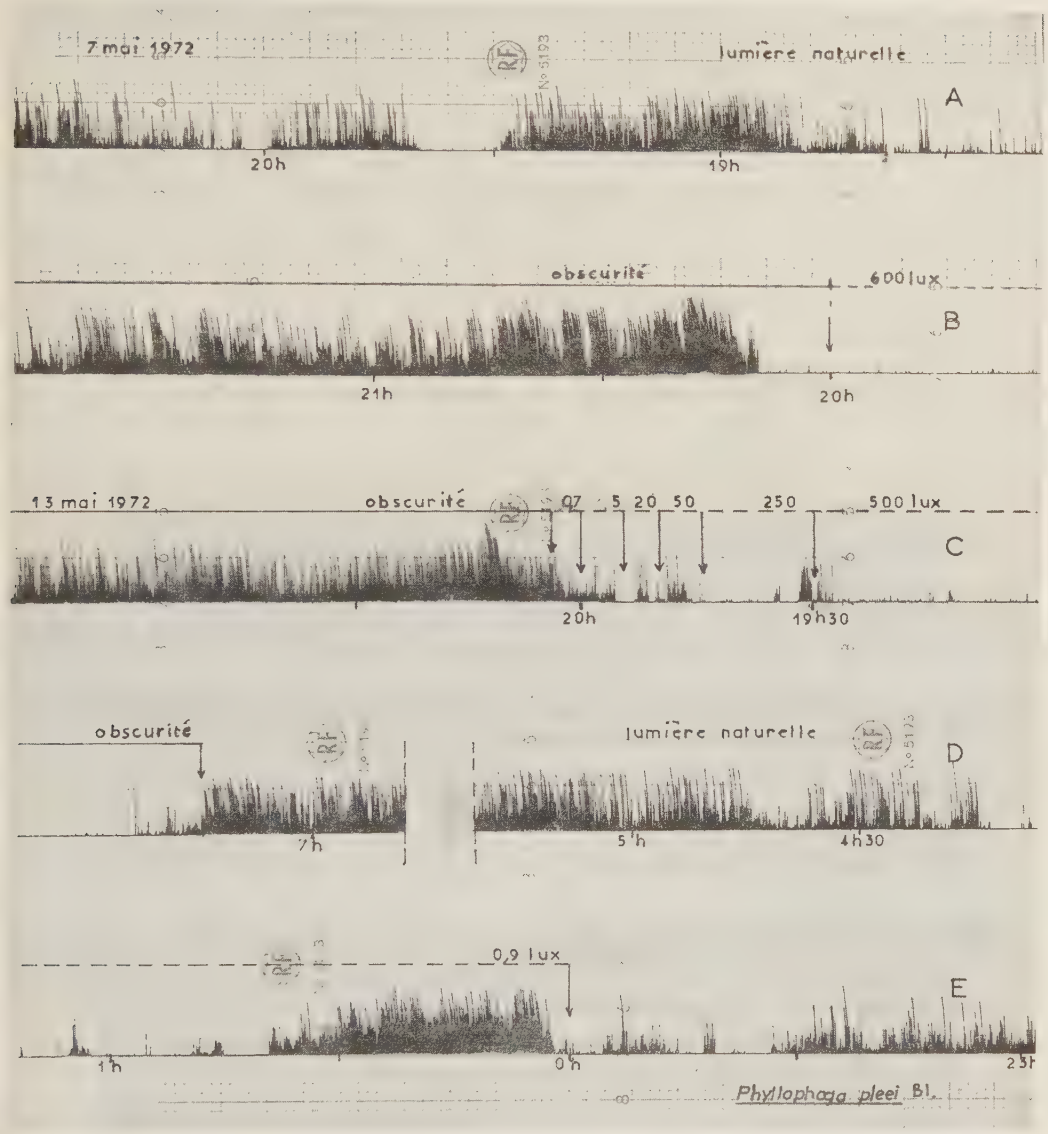


Fig. 9. — *Effets de l'intensité lumineuse sur les envols de* Phyllophaga pleei

A. En lumière naturelle, les vols du soir débutent vers 18 h 50 et sont abondants durant trois quarts d'heure.

B. Une lumière de 600 lux inhibe ces envols qui reprennent 10 minutes après que les insectes aient été placés dans l'obscurité.

C. En diminuant progressivement la lumière, 20 lux suffisent pour inhiber les vols du soir alors que 0,7 lux ne suffisent plus.

D. Après une période d'activité faible au cours de la nuit, les vols du matin se manifestent vers 5 h. Ensuite les insectes cherchent à s'enfouir et restent actifs dans le dispositif expérimental jusqu'à ce qu'ils soient mis dans l'obscurité.

E. Il est possible de provoquer artificiellement les envols du matin à minuit avec une lumière de 0,9 lux.

En plaçant des insectes à des heures variables dans l'obscurité et en les y maintenant, nous constatons qu'ils entrent en activité d'autant plus rapidement qu'ils ont été dans le noir à une heure plus tardive de la journée c'est-à-dire plus proche de celle des vols du soir en conditions naturelles (tabl. 4).

TABLEAU 4

Heure des premiers vols du soir de P. pleei
en fonction de l'heure de la mise en obscurité

Heure de mise en obscurité	Heure du début d'activité	Délai
7 h 30	13 h	5 h 30
12 h	15 h 30	3 h 30
14 h	17 h	3 h
17 h 40	18 h	10 mn
Lumière naturelle	18 h 55	

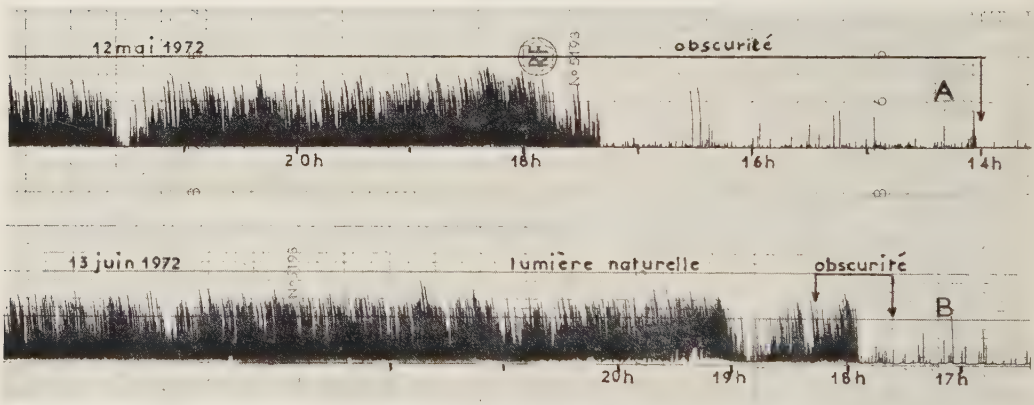


Fig. 10. — *Rythme interne chez* Phyllophaga pleei

A. Des insectes placés dans l'obscurité à 14 h s'envolent 3 h après.
B. Des insectes placés dans l'obscurité à 17 h 40 s'envolent 10 mn après. Replacés à la lumière naturelle de 20 lux, l'activité est inhibée jusqu'à l'heure normale.

Des insectes soumis à l'obscurité à 17 h 40, se sont envolés, quelques minutes plus tard (fig. 10 B) ; replacés à la lumière naturelle, ils ont attendu l'heure habituelle pour prendre leur vol, ceci confirme le rôle de l'intensité de la lumière, et suggère l'existence d'un rythme interne rendant les insectes plus sensibles au stimulus lumière au fur et à mesure que l'heure habituelle approche. Si l'envol du soir interrompu a pu être repris 40 minutes plus tard, il n'en est pas de même pour le vol du matin. Chez les insectes mis en présence d'une lumière de 0,9 lux (fig. 9 E), l'envol est provoqué, puis il apparaît une période de calme qu'une phase d'obscurité suivie d'un éclairement de 0,9 lux une seconde fois, 3 heures après la première ne perturbe pas.

En remplaçant la nuit de 19 h à 5 h par une obscurité artificielle de 14 h à 24 h suivie d'un éclairement de 9 lux, le rythme interne se modifie et les envols du soir se produisent à 17 h les 2 premiers soirs, 15 h 30 le 3e.

Toutes les expériences permettent de conclure à l'existence nette d'un rythme interne qui est synchronisé par la photopériode, ainsi que le montrent les expériences de photopériode décalée.

Nos observations nous amènent à penser que *Phyllophaga pleei* s'apparente plus du point de vue rythme des vols aux *Melolonthides* L. du type *Amphimallon majalis* RAZ., *A. solstitialis* L. et *Rhizotrogus aestivus* OL. chez lesquels COUTURIER et ROBERT (1965) et EVANS et GYRISCO (1958) ont montré la présence d'un seuil lumineux à partir duquel les insectes prenaient leur vol, ainsi que d'un rythme interne.

c) *Orientation et hauteur des vols.*

Le jeune adulte à la sortie de terre se dirige vers un site alimentaire (vol dit préalimentaire) en réponse à certains stimuli visuels ou olfactifs. Après s'être réenfoui pour passer la journée, son second envol du soir ira donc du site où il a passé le jour

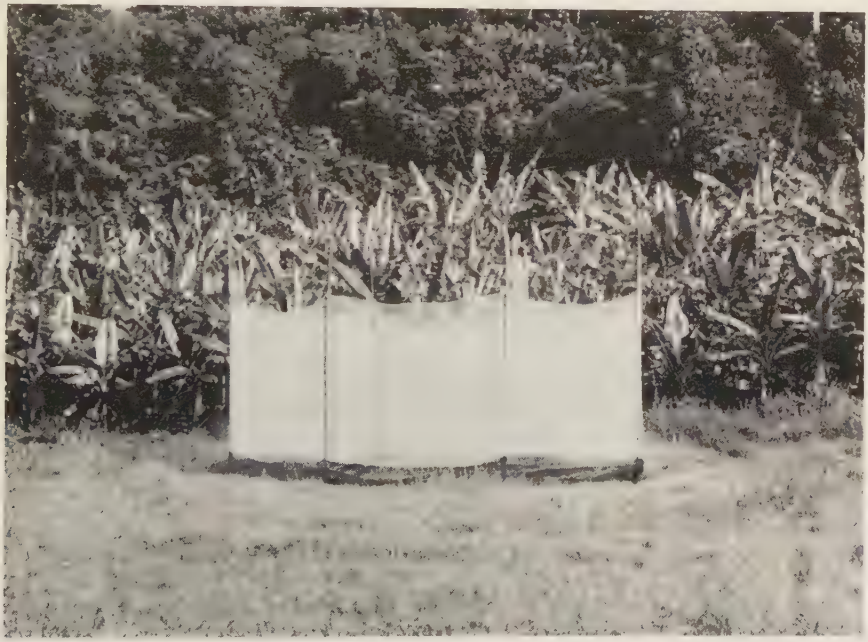


FIG. 11. — *Dispositif permettant la capture d'insectes s'envolant d'un point donné, en vue d'étudier la direction et la hauteur du vol*

au site alimentaire de la veille ou à un nouveau, en réponse soit à des stimuli du type de ceux de la veille, soit en fonction d'une direction acquise comme cela été montré pour l'adulte de *Melolontha melolontha* L. (COUTURIER et ROBERT 1955 et 1958). Mais le hanneton commun vole à une heure où il est possible de l'observer directement et par conséquent de noter sa direction, de l'intercepter éventuellement ; ce n'est pas le cas de *Phyllophaga pleei*. Aussi, nous avons eu recours à des lâchers

d'insectes au centre d'un filet à mailles de 5 mm tendu verticalement sur une hauteur de 3 mètres selon un octogone de 3 mètres de rayon. Les insectes ont suffisamment d'espace pour s'envoler, tourner en spirale afin de s'orienter puis sont récupérés sur le filet si la hauteur de vol est inférieure à trois mètres (fig. 11). Il nous est ainsi possible d'avoir des données tant sur la hauteur de vol que sur sa direction, en fonction de la silhouette du paysage, de l'origine, du sexe et de l'âge des insectes lâchés.

La plupart de nos expériences ont été réalisées avec des adultes récoltés sur les lieux de nourriture la veille et gardés au laboratoire dans des cages avec des feuilles de bananier comme aliment.

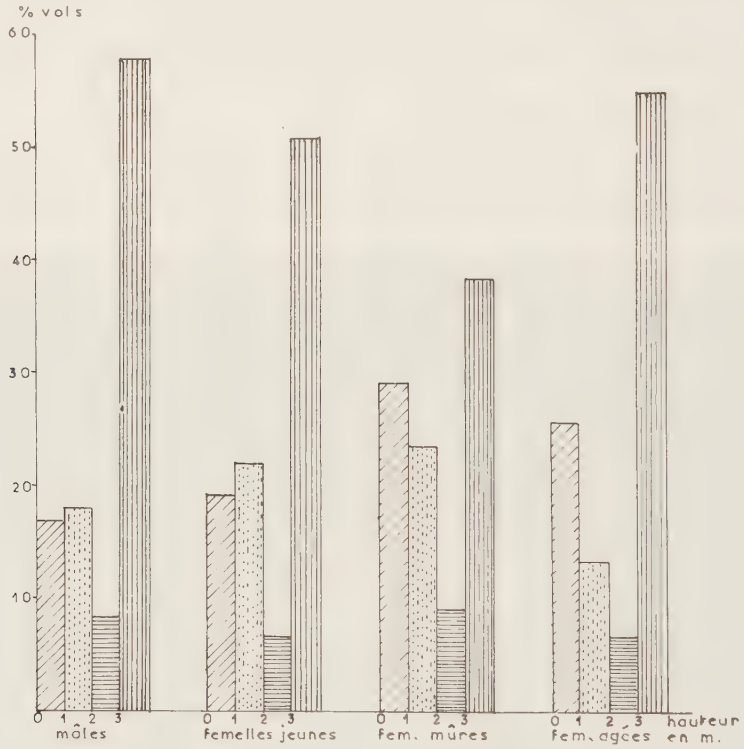


FIG. 12. — *Hauteur de vol en fonction du sexe et de l'âge des insectes*
Ceux-ci arrivant vers le haut du filet (bande 2 à 3 m) ont tendance à s'élever et passer par-dessus, d'où un nombre peu élevé de captures sur cette bande

Sur les 780 insectes lâchés en notant le sexe et l'âge des femelles, en avril et mai 1970, 370 ont été soit recapturés sur le filet, soit notés s'envolant par-dessus. Bien que la moitié des insectes soient passés au-dessus du filet, les résultats présentés figure 12 montrent que :

— Les mâles volent généralement plus haut que les femelles
— les jeunes femelles ont un vol proche de celui des mâles ;
– les femelles « mûres » dont les ovaires sont chargés d'ovocytes, volent plus bas ;
— celles qui ont déjà commencé à pondre s'envolent soit en hauteur, soit près du sol.

D'autre part, l'orientation prise par les insectes est indépendante du sexe et de leur âge.

Pour vérifier si une orientation est acquise, nous avons comparé les lâchers d'adultes de plusieurs origines. Il est difficile de trouver des biotopes de grande dimensions comme dans le cas du Hanneton commun, du type plaine-lisière de forêt, où une direction principale des vols est aisément repérable. Nous avons cependant pu utiliser des insectes originaires d'un biotope de ce type et comparer les orientations prises avec celles d'adultes provenant d'un biotope formé d'arbres dispersés dans une prairie, où toutes les directions de vol existent. D'après la figure 13 A et B, les résultats obtenus sont semblables de façon significative au seuil de 2 p. 100 ce qui élimine l'hypothèse d'une direction acquise.

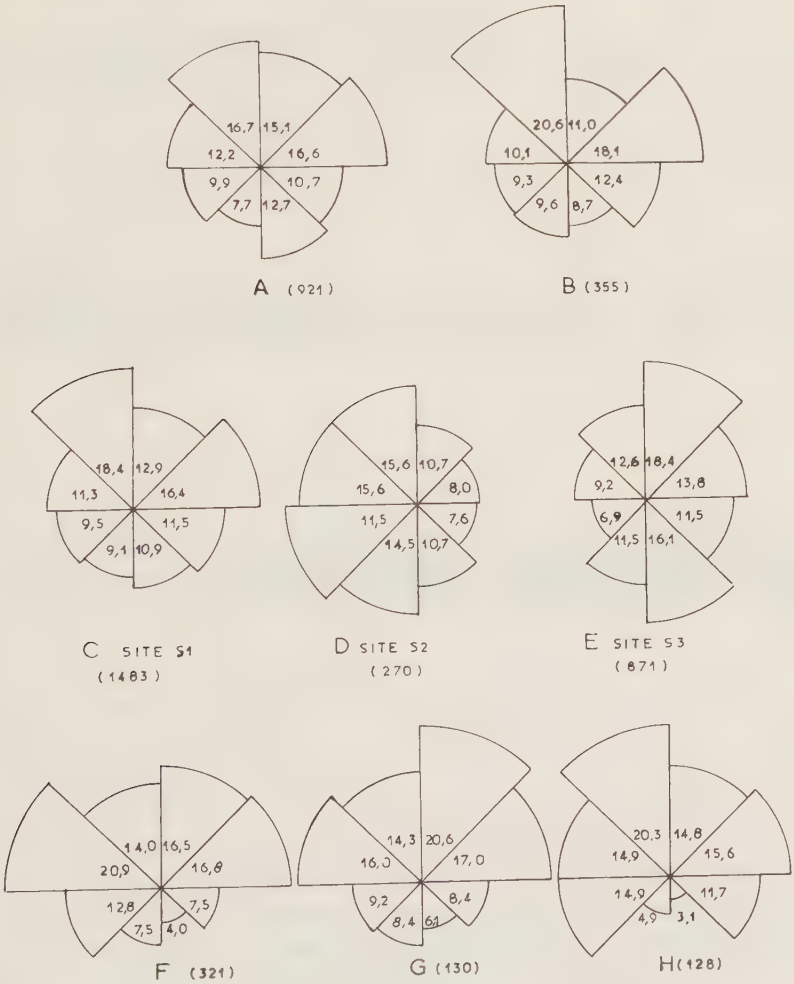


Fig. 13 .— *Orientation du vol de* P. pleei *en pourcentage de recaptures sur les côtés du filet selon l'origine des insectes* (lisière A, arbres dispersés B), *selon le site des lâchers* S_1, S_2 ou S_3 *et selon qu'ils sont normaux* (F) *ou qu'ils ont des antennes coupées* (G) *ou les yeux peints* (H)

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux nombres totaux de recaptures

Nous avons confirmé ce fait en effectuant des lâchers simultanément en des sites différents : les directions de vol diffèrent de façon significative (fig. 13 C à E) ; les insectes au moment de leur envol réagissent donc à des stimuli locaux qui peuvent être la direction du vent, celle du coucher du soleil ou la silhouette du paysage environnant.

Des lâchers effectués à diverses dates au cours de la période d'activité des adultes nous donnent des résultats équivalents.

Les résultats des captures d'insectes sur les côtés des filets entourant chaque point de lâchers étant différents de façon significative, nous avons tenté de caractériser les directions attractives (fig. 13 C à E et fig. 14).

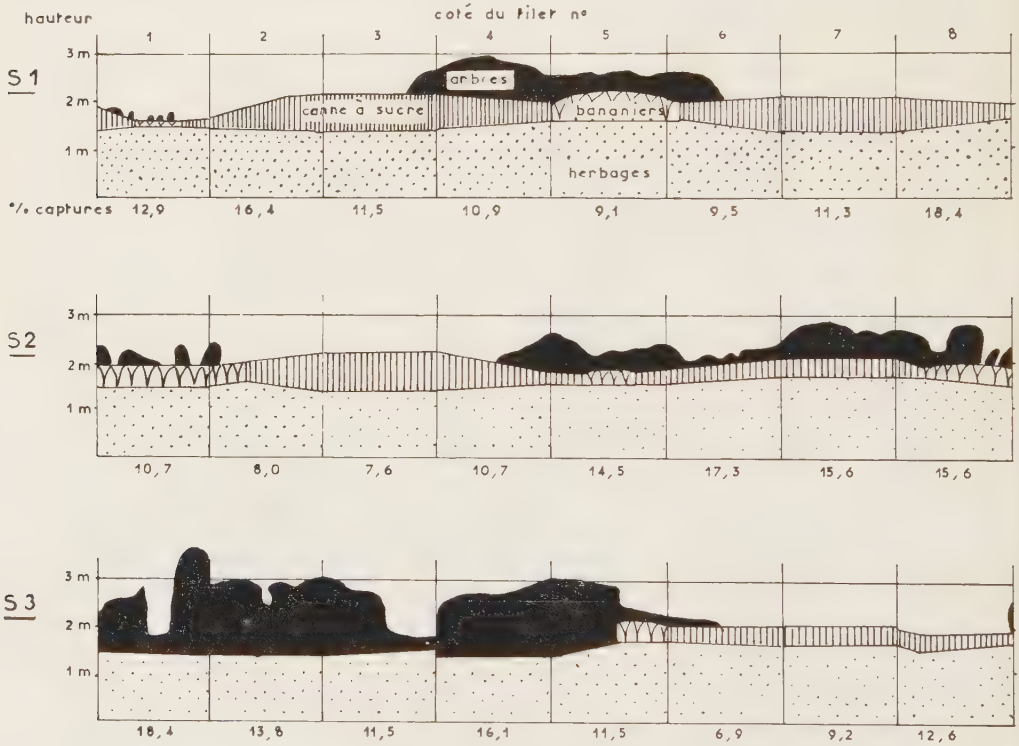


FIG. 14. — *Comparaison de l'orientation des vols de* P. pleei *et de la silhouette du paysage dans trois sites* S_1, S_2, S_3

Dans les 3 sites les filets ont la même orientation ; le vent vient par le côté n° 2 et le soleil se couche à l'horizon du côté n° 6.

Dans le site S_1, les faces 8 et 2 sont les plus attractives avec respectivement 18,4 et 16,4 p. 100 d'insectes recapturés sur les filets après s'être envolé, sur un total de 1 433. Ils présentent les mêmes caractéristiques, soit une ligne fuyante de canne à sucre vers 2 mètres de hauteur. Les côtés 3 et 7 sont semblables avec une ligne horizontale à 2 mètres, et autant d'insectes vont dans ces 2 directions.

Dans le site S_2, les côtés les plus attractifs sont ceux qui présentent une ligne d'horizon d'arbres aux feuillages sombres sur un fond de ciel plus lumineux par le coucher de soleil (côtés 6-7-8).

Le site S_3 est très différent des autres, par la présence proche de gros massifs d'arbres. Une échancrure marquée dans ces arbres caractérise le côté n° 1, le plus attractif ; bien que l'horizon du côté n° 4 soit très haut, il présente une limite verticale nette, proche du côté 3 dont l'horizon est plus éloigné. Cette notion d'éloignement de l'horizon semble des plus importantes, une limite de perception de l'adulte existerait, l'entraînant à s'orienter vers les objets les plus proches, ou parmi ceux-ci, vers ceux qui ont des contours les plus nets. Le fait que, dans les 3 cas, les résultats concernant le côté exposé au vent soient différents nous permet de conclure que ce facteur n'est pas prépondérant dans le déterminisme de la direction de vol. La présence d'une région plus lumineuse du ciel en raison du coucher du soleil, si elle peut permettre une meilleure différenciation des lignes d'horizon en tout début de nuit, semble plutôt avoir une influence sur le rythme des envols, avec la présence ou le passage de nuages.

Afin de vérifier si le stimulus est de nature olfactive ou visuelle, nous avons repris ce type d'expérimentation en 1972, en libérant en même temps que des insectes normaux pris comme témoins, des adultes dont on avait au préalable soit coupé les antennes, soit couvert les yeux au moyen d'une peinture argent à l'acétone. Le dénombrement des insectes recapturés sur les différents côtés du filet (fig. 13 F à H, tabl. 5) montre qu'il n'y a pas de différence significative (à 1 p. 100), entre les témoins et les adultes sans antenne.

Bien que de nombreux adultes rendus aveugles ne s'envolent pas et soient retrouvés sur le sol autour du point de lâcher, les 128 recaptures sur le filet se répartissent entre les diverses faces du dispositif, ce qui indique que les vols se font au hasard chez les insectes ainsi opérés.

TABLEAU 5

Comparaison de l'orientation d'adultes de P. pleei *normaux, sans antenne ou avec les yeux peints*

Conditions	Totaux des captures par côté									Test	Signification (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	total		
Témoin (7 rép.)	53	54	24	13	24	41	67	45	321	F = 2,73	+ à 2
Antennes coupées (5 rép.)	27	22	11	8	11	12	21	19	131		
Yeux peints (6 rép.)	19	20	15	4	6	19	19	26	128	F = 1,50	
Comparaison Témoin : antennes coupées										r = 0,861	+ à 1
Témoin : yeux peints										r = 0,762	+ à 2

L'orientation du vol de *Phyllophaga pleei* BL. répond donc à des stimuli visuels, confirmant l'attraction de certaines directions suivant la silhouette du paysage que SCHNEIDER (1952 *b*) a appelé hypsotactisme. Le fait que les adultes de *P. pleei* BL. préfèrent certaines essences végétales plutôt que d'autres qui les entourent indique que des stimuli d'ordre olfactif ou gustatif prennent le relai des stimuli visuels pour le choix final du site alimentaire.

d) *Distances de vol.*

En libérant des insectes marqués au moyen d'une pastille de papier adhésif collée sur un élytre et en les recherchant sur les lieux de nourriture avoisinants, nous en avons retrouvé à 150 mètres du point de lâcher ; cette distance constitue un ordre de grandeur de la capacité de vol de cette espèce. Par cette méthode SRIVASTAVA et KHAN (1963) ont observé que *Holotrichia insularis* BR. volait plus d'un demi-mile. Cependant la majorité des déplacements a lieu entre les loges d'enfouissement diurne et les sites alimentaires, et leur amplitude est réduite. En effectuant un lâcher d'insectes marqués à quelques mètres en bordure d'une bananeraie, nous en avons retrouvé jusqu'à 30 mètres le même soir, 35 mètres le soir suivant. La comparaison de la situation des gites larvaires et des sites alimentaires comme l'étude détaillée des variations de l'aire géographique d'une année sur l'autre confirment l'amplitude restreinte des déplacements de *Phyllophaga pleei* ; il ne semble pas que des migrations importantes s'effectuent, comme SWEENEY (1967) en a rencontré dans une région de culture de canne à sucre avec *Heteronychus licas*, volant sur des distances de plusieurs kilomètres.

Ces observations nous permettent de situer les migrations de *P. pleei* BL. dans la classe II de la classification de JOHNSON (1969). Alors que celles de *Phylloperta horticola* L. sont constituées d'une somme de vols successifs de ponte et d'accouplement (MILNE 1959 *a* et *b*), *P. pleei* BL. se rattacherait plutôt au groupe des hannetons européens *Melolontha melolontha* L. et *M. hippocastani* F. avec des déplacements réduits entre sites alimentaire et de ponte et extension du territoire par des vols alimentaires ou de ponte de plus grande amplitude pour quelques individus.

2. — *Les loges d'enfouissement diurne*

a) *Situation et description.*

Il est possible d'observer au lever du jour les insectes voler à basse altitude vers les endroits les plus sombres formés par des fourrés, des arbustes, le pied des arbres, et les voir s'enfouir. Nous pouvons repérer l'emplacement des loges souterraines par leur orifice de sortie de 1 cm de diamètre, dans les lieux préférés formés par les haies bordant les biotopes riches en *Phyllophaga pleei*, tels à proximité d'une bananeraie ou dans les jardins gazonnés (fig. 15).

A cet orifice fait suite une galerie s'enfonçant dans la terre, et accédant à la loge proprement dite, formée d'un espace creusé, parmi les racines. Lorsque les insectes sont nombreux, la terre sortie de la cavité ainsi aménagée est accumulée autour de l'orifice de sortie. Au cours de la journée, les *Phyllophaga* restent immobiles, serrés les uns contre les autres, comme les enregistrements actographiques réalisés au cours de l'étude du facteur lumière nous l'ont confirmé. Ils appartiennent aux 2 sexes et leur nombre dépend de la situation de la loge (site plus ou moins attractif) et de l'époque. Quarante à cinquante insectes peuvent ainsi se rencontrer dans une loge en période de grande activité des adultes.

b) *Déplacements des insectes.*

Afin d'étudier les déplacements des insectes entrant et sortant des loges nous avons été amenés à les marquer individuellement au moyen d'un thermocautère en

FIG. 15. — *Les loges d'enfouissement diurnes sont situées couramment au pied des haies à proximité d'un site alimentaire*

Ici haie d'*Acalypha* sp. (1 à 1,5 m de hauteur) près d'une rangée filaos (*Casuarina equisetifolia*)

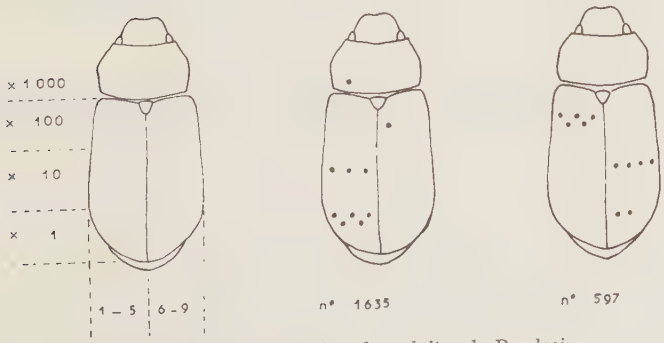


FIG. 16. — *Numérotation des adultes de* P. pleei

adoptant la numération présentée sur la figure 16, inspirée des techniques décrites par Cross et Mitchell (1964) et Southwood (1966).

Les insectes sortant des loges sont récoltés à l'aide d'une boîte cylindrique en polystyrène de 10 cm de diamètre placée sur l'orifice (fig. 17), et sont examinés chaque nuit, marqués et relâchés à la même place.

Fig. 17. — *Dispositif permettant la capture des insectes lorsqu'ils quittent la loge de repos diurne*

Dix des loges considérées sont ouvertes chaque jour afin de connaître la position de la population enfouie.

Les observations ont eu lieu entre le 29 avril et le début de juin 1970 pour les sorties du soir, complétées par l'ouverture des loges à partir du 13 mai, c'est-à-dire que nous avons pu suivre les mouvements des adultes à la fin de leur période de grande activité. Aussi, le nombre moyen d'insectes par loge a diminué avec le temps, et est passé de 20 au 13 avril à 0,2 le 10 juin.

Chaque soir, une partie seulement des insectes quitte les loges : le pourcentage d'envols oscille entre 20 et 80 p. 100, atteignant 100 p. 100 à la fin des observations, avec une moyenne de 50,1 p. 100. Cela signifie qu'environ 1 insecte sur 2 présents dans la loge s'envole le soir.

Parmi ceux qui se sont envolés, une partie revient s'enfouir dans la même loge au matin, la moyenne des pourcentages observés de retours étant de 55,2. C'est-à-dire qu'un peu plus de la moitié des insectes envolés un soir retourne dans la même loge le lendemain matin.

A ceux-ci viennent s'ajouter des insectes encore jamais trouvés dans la loge, ou insectes nouveaux.

La population enfouie dans les loges au cours de la journée comprend donc 3 catégories d'insectes :

— insectes restés dans la loge d'un jour sur l'autre, non sortis la nuit.
— insectes revenus après vol nocturne
— insectes nouveaux dans la loge.

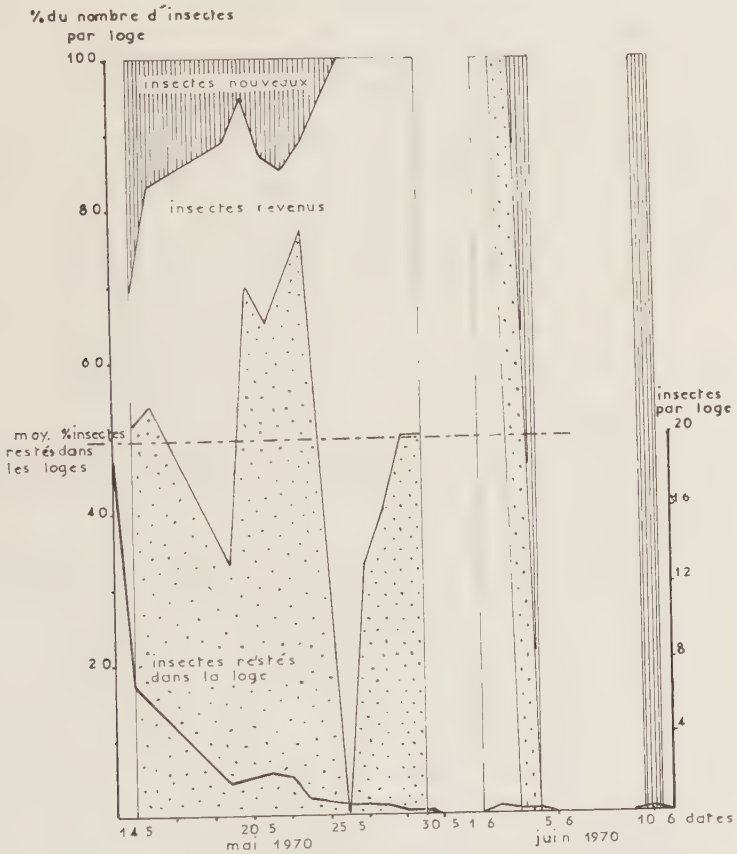


Fig. 18. — *Population d'adultes de* P. pleei *dans les loges d'enfouissement diurne*

En dehors des rares adultes observés début juin, la proportion d'insectes nouveaux diminue courant mai, au profit de ceux revenus après vol nocturne (fig. 18). Le pourcentage d'insectes restés d'un jour sur l'autre sans sortir oscille autour de 49,7, c'est-à-dire qu'un insecte sur 2 reste dans la loge.

3. — *Conclusions*

Les adultes de *Phyllophaga pleei* sont de mœurs essentiellement nocturnes : les vols du soir débutent une fois la nuit tombée et deviennent très nombreux au cours de la première heure qui suit. Nous avons montré que les très faibles intensités

lumineuses déclenchent les vols qui sont inhibés par des éclairements de quelques lux. Ce n'est qu'une fois envolé que l'insecte peut réagir à une longueur d'onde courte du type de celle émise par les tubes de lumière noire, sans doute selon un comportement de tropisme. En outre, du fait d'un rythme interne, les vols du soir ne peuvent être déclenchés qu'après une période de 8 à 10 heures d'inactivité.

Les vols du matin ont lieu aussi pour de très faibles éclairements à la fin de la phase obscure ; ils sont stimulés par la lumière et inhibés par l'obscurité, à l'inverse de ce qui se passe le soir.

Des stimuli visuels orientent *P. pleei* vers des silhouettes sombres constituées par des feuillages, dans la mesure où ils sont proches, car les distances de vol sont en moyenne peu élevées, de l'ordre de 20 à 30 mètres.

Au cours de la journée les imagos restent inactifs, groupés dans des loges souterraines ; la moitié d'entre eux s'envole le soir, et parmi ceux-ci 1 adulte sur 2 revient dans la même loge, l'autre va dans une autre ou va pondre.

Afin de connaître l'importance de ces comportements et leur rôle dans le développement de l'insecte, nous les avons situés au cours de la vie de l'adulte.

C. — PÉRIODES D'ACTIVITÉ AU COURS DE LA VIE DE L'ADULTE

Le comportement des insectes est lié aux conditions du milieu mais également au développement de l'individu. Aussi nous avons cherché à définir l'état physiologique des adultes afin de déterminer les différentes phases d'activités auxquelles sont liés certains comportements particuliers.

Il est possible de suivre l'évolution des femelles en se référant à l'état des ovaires soit à travers la cuticule de l'abdomen, soit par dissection. Le nombre d'ovocytes par ovariole, leur degré de maturité, la présence d'un spermatophore dans la bourse copulatrice indiquant s'il y a eu accouplement sont alors notés. La présence de corps jaune dans les ovarioles nous permet de déterminer si la femelle a déjà pondu un certain nombre d'œufs. Pour les mâles, nous n'avons pu définir de critère visible extérieurement, c'est-à-dire sans tuer l'insecte. Par dissection et mensurations du volume des testicules et du diamètre de la base des glandes annexes, des séminales et du conduit éjaculateur, nous avons observé une évolution analogue à celle du Hanneton commun (Hurpin, 1955). Le volume des testicules diminue et passe de 3 mm³ au 1er envol à 2,2 au bout de 6 semaines ; les différents conduits se remplissent de sécrétions de façon irrégulière à partir de la 2e semaine de vie aérienne, au moment des accouplements.

Quatre phases d'activité ont retenu notre attention :

— période de préenvol ;
— période d'alimentation ;
— accouplement ;
— ponte.

1. — *Période de préenvol*

A sa naissance, le jeune imago séjourne dans la loge nymphale durant une période qui précède sa sortie de terre, d'une durée de 17 à 24 jours, à la reprise de la saison des pluies.

L'ovaire qui ne comprenait que le germarium dans chaque ovariole à l'émergence, évolue, et 1,6 ovocytes en moyenne (1,0-2,0) sont en formation dès le vol préalimentaire.

2. — *Période d'alimentation*

Sur les plantes, nous trouvons de jeunes femelles, à nombreux lobules de tissu adipeux perceptibles à travers la cuticule de l'abdomen, des femelles plus âgées dont les ovocytes mûrs sont visibles et des femelles dont la ponte a débuté : lobules de graisse et ovocytes sont absents, le rectum apparaît. Leur présence indique qu'une partie au moins des femelles ayant pondu revient sur le site alimentaire.

Le marquage individuel de 400 femelles et de 570 mâles et leur capture à la sortie des loges d'enfouissement diurne (144 femelles ont été récupérées plus d'une fois), nous ont permis de calculer une première valeur approximative de la durée des séjours sur le site alimentaire.

Son évaluation conduit à une durée de 3 semaines pour le premier séjour, précédant la ponte. Les élevages au laboratoire ont confirmé ce délai, au cours duquel les ovocytes se développent jusqu'à la moyenne de 3 par ovariole.

Le deuxième séjour dans les plantes après la ponte a pu être évalué à 2-3 semaines d'après les rares cas observés. Comme tous les insectes ne quittent pas les loges diurnes le soir, nous avons cherché à évaluer le nombre d'envols que peut réaliser un même insecte. Il atteint jusqu'à 9 envols pour une femelle, avant la ponte. Pour celles revenues après la ponte sur les lieux alimentaires, nous avons pu déceler à plusieurs reprises 6 vols supplémentaires, ce qui porterait le nombre total à une quinzaine. Chez le mâle, jusqu'à 11 vols ont pu être déterminés au cours d'une période de 16 jours, ce qui laisse présager que ce nombre peut être dépassé. Les évaluations faites sur *Amphimallon majalis* (Evans et Gyrisco, 1959) ont abouti à une moyenne de 5 vols par mâle (1 à 11), et 4,5 par femelle (1 à 11), alors que la durée de vie est en moyenne respectivement de 6 et 6,5 jours pour chaque sexe. Il semble donc que *Phyllophaga pleei*, dont la durée de vie est de 60 à 70 jours, vole proportionnellement beaucoup moins.

3. — *L'accouplement*

Il a lieu sur les feuilles au début de la nuit : les femelles aptes à s'accoupler tout en commençant à s'alimenter ouvrent leurs palpes génitaux ; les mâles à la recherche de l'autre sexe volent et s'agrippent au dos des femelles en position perpendiculaire qu'ils conservent pendant tout le coït (fig. 19). Après celui-ci ils se laissent choir pour reprendre leur vol. Commencé 15 à 20 minutes après le premier envol du soir, l'accouplement dure de 16 à 34 minutes (moyenne 26 minutes d'après 22 observations).

L'attirance des mâles par des femelles sur les lieux d'alimentation a été montrée chez divers Élatérides (Hayes et Wheeler 1968) ainsi que chez quelques Scarabéides, dont *Phyllophaga lanceolata* say (Travis, 1939 ; Jacobson 1965) et *Rhopaea* sp., (Soo Hoo et Roberts, 1965). Nous avons tenté de mettre en évidence cette attraction sexuelle en disposant dans des pièges soit des femelles vierges aptes à s'accoupler la veille, soit des femelles accouplées la veille, seules ou avec des mâles, soit des femelles très jeunes. Dans aucun cas un insecte n'a été attiré. Il semblerait donc que cette attraction soit faible, et ceci est compatible avec le fait que les adultes se retrouvent

en densité élevée sur les lieux d'alimentation. TASHIRO et FLEMING (1954) n'avaient guère pu attirer de mâles d'*Amphimallon majalis* avec des femelles vierges, de même que ROELOPS *et al.* (1967) n'ont pas réussi à isoler de phéromone. Cependant, plus récemment Mc GOVERN *et al.* (1970) ont constaté l'effet de substances telles que les

FIG. 19. — *Accouplement de* Phyllophaga pleei BL. *sur une feuille de bananier*

esters propyliques et isobutyliques de l'acide 1-4 benzodioxane-2-carboxylique vis-à-vis de cet insecte, et HENZELL (1970) ainsi que OSBORNE et HOYT (1970) l'attractivité du phénol pur et de résines phénoliques commerciales pour *Costelytra zealandica*. Ces résultats nous ont conduit à essayer diverses substances, dont celles utilisées le plus couramment pour *Popilia japonica* NEW. (FLEMING 1969) tels l'eugenol, l'anethol, le mélange eugénol-anéthol dans la proportion 9-1, ainsi que le phénol et une résine phénolique commerciale. Malgré le grand nombre de répétitions pendant toute la période d'activité des adultes, un nombre très restreint de *Phyllophaga pleei*

a été attiré (32 dont 18 femelles), la majorité par le mélange eugénol-anéthol et l'eugénol.

Ainsi nous n'avons pu jusqu'à présent mettre en évidence une attraction sexuelle dans la nature, ni déceler de substance assimilable à une phéromone.

Pour situer le moment où l'accouplement s'effectue au cours du développement des insectes, nous en avons prélevés appariés sur le lieu d'alimentation et examiné les femelles.

Sur 243 couples :

3 p. 100 correspondent à de jeunes femelles sans ovocyte perceptible à travers la cuticule ;
85 p. 100 à des femelles âgées à nombreux ovocytes ;
4 p. 100 à des femelles ayant pondu une partie seulement de leurs œufs ;
8 p. 100 à des femelles ayant déjà pondu.

Ces chiffres indiquent d'une part qu'une femelle peut s'accoupler au moins 2 fois au cours de son existence, d'autre part que le premier accouplement a généralement lieu lorsque les ovocytes sont nombreux et pratiquement mûrs dans les ovaires.

Pour confirmer ces données, nous avons mis en élevage des insectes prélevés dans la nature à des moments bien distincts de leur développement, tels que la première sortie de terre, l'accouplement, et apparié des adultes d'âges différents afin de situer l'âge où chaque sexe est apte à s'accoupler. D'après ces essais quelques femelles s'accouplent dès la première semaine de leur vie aérienne, alors que 1,7 à 1,9 jeunes ovocytes sont en formation. De même le mâle est apte à s'accoupler dès la première semaine, mais plus généralement à partir de la seconde. La majorité des accouplements se situe au cours de la 3e semaine, et si les résultats sont irréguliers en élevage au laboratoire car trop dépendants de facteurs tels que l'alimentation, l'enceinte d'élevage, le nombre de couples, l'humidité, les dissections de femelles prélevées dans la nature en cours d'accouplement indiquent que 3 ovocytes par ovariole sont alors déjà bien formés dont 1 pratiquement mûr. Au cours de la semaine suivante, la ponte débute, et rapidement un quatrième ovocyte se forme. Cette situation tardive de l'accouplement donne à penser que le spermatophore ne participe pas à l'élaboration du vitellus comme LANDA (1960) l'a signalé pour *Melolontha melolontha* L.

4. — *Ponte*

Les femelles quittent le lieu d'alimentation vers un site de ponte que l'étude des foyers larvaires (GRUNER 1969) nous permet de caractériser, l'insecte recherche des surfaces couvertes de plantes herbacées basses, et pond de préférence dans les gazons entretenus. La femelle pondeuse n'entre dans un champ de canne que si les plantes sont jeunes et courtes, de même elle ne va pas dans une bananeraie commerciale dont le couvert végétal est trop épais, mais plus volontiers dans un verger dont les arbres sont espacés et le sol couvert de plantes basses.

L'ampleur du *vol de ponte* est réduite dans la plupart des cas, et bien qu'il puisse atteindre une centaine de mètres, il est souvent limité à une dizaine de mètres si le site entourant les lieux d'alimentation des adultes est favorable.

L'observation des insectes marqués sortant des loges d'enfouissement diurne suscite les remarques suivantes :

— la femelle reste sur les lieux de ponte peu de jours, de l'ordre de 2 ou 3.

— généralement elle y dépose tous les ovocytes mûrs à ce moment-là ; il arrive cependant qu'elle interrompe sa ponte pour venir s'alimenter à nouveau (4 p. 100 des accouplements observés).

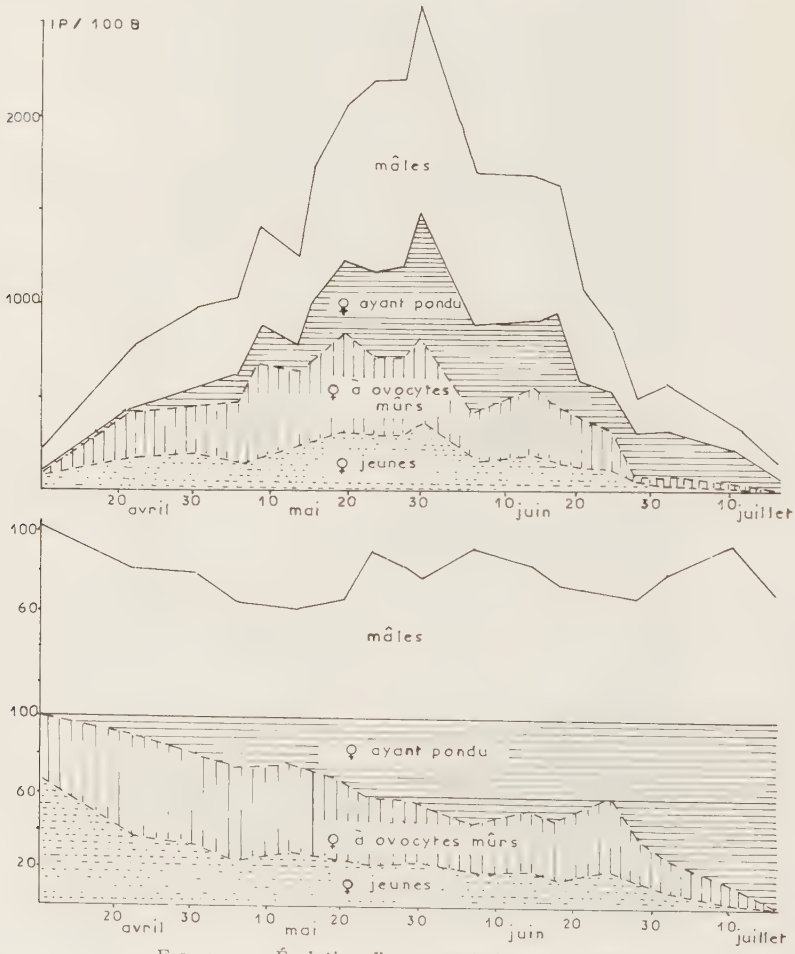


FIG. 20. — *Évolution d'une population de* P. pleei *au cours de la période d'activité printanière des adultes, en nombre d'insectes parfaits pour 100 bananiers* (IP/100 B) *et en pourcentage de femelles, à Neufchâteau en 1968*

Le nombre de mâles pour 100 femelles donne une idée de l'évolution du sex-ratio

— une partie des insectes ayant pondu revient s'alimenter, retourne dans les mêmes loges diurnes et après un second accouplement (8 p. 100 des cas) va effectuer une deuxième ponte (11 cas observés) 2 à 3 semaines après la première.

Un ordre de grandeur de la proportion d'insectes revenant s'alimenter après avoir pondu nous est donné par le décompte des femelles suivant leur âge, tant au

piège lumineux qu'au cours d'études de populations d'adultes (fig. 20). Le pourcentage de femelles ayant déjà pondu augmente au cours de la période d'activité des adultes pour atteindre 2 mois et demi après le début de cette période 80 à 100 p. 100 des individus rencontrés dans la nature, mais il constitue 43 p. 100 du nombre total des femelles aptes à pondre récoltées au piège lumineux au cours de la génération printanière de 1972. L'estimation de la proportion de celles qui retournent pondre une seconde fois est plus délicate à réaliser. Elle semble faible d'après les observations faites dans les élevages d'adultes au laboratoire. 8 p. 100 des accouplements concernent des femelles ayant déjà pondu une fois, aussi ce chiffre constitue l'estimation la plus raisonnable de la proportion de femelles effectuant une 2e ponte.

– *La fécondité* a été estimée par des dissections d'insectes de la nature complétée par l'étude au laboratoire de divers facteurs pouvant intervenir, tels l'alimen-

TABLEAU 6

Influence du nombre d'insectes, de l'alimentation, de l'âge et de la présence du mâle sur la ponte des femelles de P. pleei

(Température de 24°C, les pondoirs sont des beurriers de polyéthylène de 2 litres contenant 1/3 de terre et un aliment)

Conditions	Nbre de couples	Total œufs	Nbre de ♀ susceptibles d'avoir pondu	Moy. ♀ pondeuse	% éclosion	Durée de vie (mois) ♀	Durée de vie (mois) ♂
Nombre de couples par enceinte d'élevage							
1 couple	10	62	2	31	—	1,2	1,2
2 —	20	191	12	15,9	—	2,0	1,1
3 —	30	514	22	23,3	78,6	2,0	1,2
4 —	40	528	36	14,6	—	1,9	1,4
5 —	50	699	36	18,3	83,6	1,8	1,4
Alimentation (3 couples/pondoir)							
Feuilles de bananier	42	570	36	15,8	78,6	2,0	1,2
— Pois doux (*Inga vera*)	15	369	12	30,7	69,7	2,2	1,9
— filao (*C. equisetifolia*)	15	77	9	8,6	83,1	2,4	1,8
— graminée (herbe de Guinée)	15	4	1	4	—	0,5	0,6
Ponte suivant l'âge des insectes, avec ou sans mâle							
♀ au 1er vol, sans mâle	30	0	—	—	—	0,8	—
♀ en cours d'accouplement sans mâle	42	550*	40	13,7	70,1	0,6	—
♂ et ♀	27	486**	27	18,0	85,6	1,2	0,6
♀ ayant déjà pondu, en cours d'accouplement	18	57	18	3,2	72,0	1,0	—

* ; ** respectivement 66 et 58 p. 100 des œufs ont été déposés dans la semaine qui suit l'accouplement.

tation, la concentration des individus, la présence du sexe opposé, l'origine et l'âge des individus mis en élevage.

Les femelles prêtes à pondre ont jusqu'à 3 ovocytes mûrs par ovariole, soient 36 œufs qui peuvent être déposés au cours de la première ponte, plus 1 autre au cours de la seconde période de maturation, ce qui porte la fécondité potentielle à 48 œufs. Au laboratoire les perturbations apportées à l'insecte, notamment en limitant l'amplitude des vols par le fait de l'enfermer dans une enceinte d'élevage, conduisent à des variations individuelles importantes, et la ponte s'étale sur plusieurs semaines. Le tableau 6 résume les principales expériences.

L'interprétation de ces résultats conduit aux remarques suivantes :

— pour un espace donné il y a un nombre d'insectes optimum tant au point de vue durée de vie que fécondité des femelles. En deçà et au-delà de ce nombre, ces 2 facteurs diminuent.

— les graminées ne constituent qu'un aliment occasionnel, insuffisant pour assurer une survie de l'insecte supérieure à 2 semaines, alors que le « pois doux » *Inga vera* (Mimosacées) est une plante hôte préférentielle qui attire beaucoup de *Phyllophaga pleei* ;

— de jeunes femelles élevées sans mâle depuis leur sortie de terre ne vivent pas un mois, et les ovocytes en formation dans les ovaires dégénèrent à partir de la 3e semaine. Les femelles prélevées en cours d'accouplement ont une durée de vie supérieure si elles sont élevées en présence des mâles.

5. — *Conclusions*

La durée de vie des mâles est légèrement inférieure à 2 mois, tandis que celle de la femelle atteint 70 jours qui se répartissent ainsi :

Période de préenvol	17 à 24 jours
Période alimentaire précédant l'accouplement	14 à 20 jours
De l'accouplement à la ponte	8 jours
Ponte	2 à 3 jours
Seconde période alimentaire	14 à 21 jours
Deuxième ponte	2 à 3 jours
Durée de vie totale	60 à 72 jours

S'il n'est guère possible de délimiter de la même façon des phases d'activité des mâles, nous savons seulement qu'après une période de préenvol analogue à celle de la femelle, il peut s'accoupler après 1 semaine, plus communément 2 à 3 semaines, et que des mâles prélevés en cours d'accouplement vivent en moyenne 18 jours. Il ne semble pas qu'ils s'accouplent un grand nombre de fois.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La figure 21 présente un schéma récapitulatif des déplacements qu'effectuent les adultes au cours de leurs diverses phases d'activité.

A sa naissance dans le sol, le jeune imago reste en terre pendant un délai qui

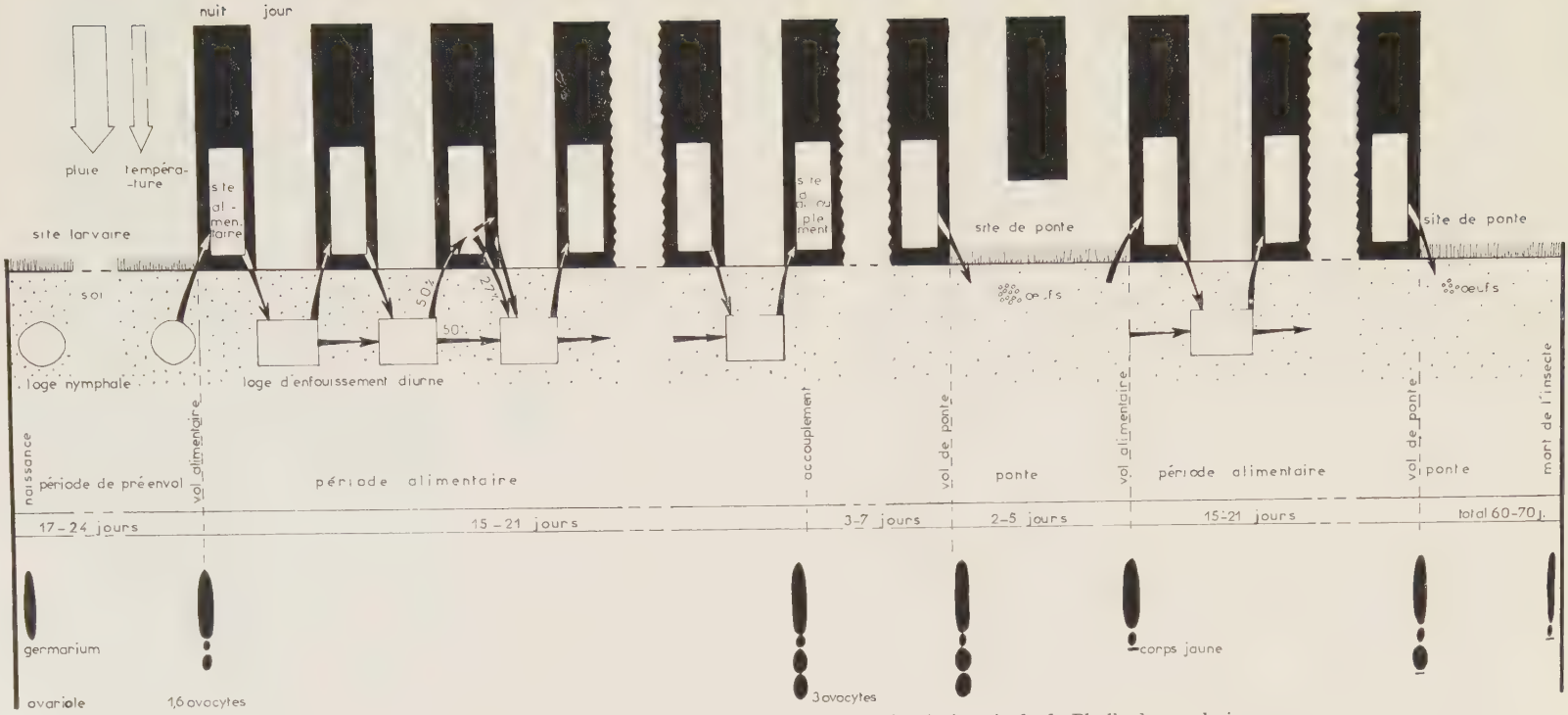


FIG. 21. — *Schéma récapitulatif des déplacements au cours de la vie imaginale de* Phyllophaga pleei BL.

dépend des facteurs climatiques, essentiellement pluviométrie et température. De ce fait la période d'activité des adultes au cours de l'année se situe d'avril à juin. La pluviométrie est le facteur prépondérant dans le déterminisme des sorties, et le délai de réponse des insectes est d'une semaine environ.

Phyllophaga pleei est nocturne plus que crépusculaire car il s'envole le soir 40 minutes après l'heure légale du coucher du soleil, vers un végétal proche sur lequel il demeure jusqu'à l'aube, 50 minutes avant le lever du jour. Les vols du soir comme ceux du matin sont liés à un seuil d'éclairement, très faible, de l'ordre de 0,1 lux, mais les insectes sont soumis à un rythme interne de sorte qu'ils ne peuvent prendre leur envol le soir que 8 à 10 heures après le vol du matin.

A l'envol du soir, les adultes s'orientent vers les silhouettes d'arbres les plus proches, en réponse à des stimuli visuels. Le choix de l'aliment se fait ensuite par des stimuli olfactifs ou gustatifs. De même au matin, les vols sont dirigés vers la base plus sombre de haies et de végétaux où les insectes vont s'enfouir pour passer la journée dans des loges souterraines à quelques centimètres de profondeur.

Un insecte sur 2 présent dans une loge pendant le jour y reste sans sortir le soir, et parmi ceux qui vont s'alimenter une proportion légèrement supérieure à 1 sur 2 revient dans la même loge le matin suivant. Jusqu'à 9 envols nocturnes pour une même femelle, 11 pour un mâle, ont été observés au cours de la première période d'alimentation qui dure 3 semaines. Les ovaires se développent, et l'accouplement intervient à la fin de cette période, entraînant une maturation rapide des œufs et la ponte.

Le vol de ponte vers un site riche en graminées, le dépôt des œufs et le retour vers le même site alimentaire et la même loge diurne se font en quelques jours.

Jusqu'à 6 envols ont été observés pour une même femelle au cours de la seconde période d'alimentation, d'une durée de 2 à 3 semaines. Après un nouvel accouplement sur le lieu de nourriture, en début de nuit, une seconde ponte peut avoir lieu avant que l'insecte meure, 2 mois à 2 mois et demi après la mue imaginale, 2 ovocytes par ovariole pour la première ponte, 1 pour la seconde donnent une fécondité de 36 œufs, mais seulement environ 8 p. 100 des femelles effectuent une deuxième ponte.

Ces données biologiques et éthologiques permettent d'expliquer de nombreux phénomènes observés dans la nature mais surtout d'envisager des méthodes d'interventions mieux adaptées à cet insecte.

L'époque et l'importance des sorties de *Phyllophaga* peuvent être prévues en se référant à la pluviométrie ; sachant que le délai de réponse à la pluie est d'une semaine, et que les femelles s'alimentent 3 à 4 semaines avant de pondre, il est possible de fixer les dates d'un programme de traitements chimiques par exemple, dont l'effet est rapide, toutes les 3 à 4 semaines 1 mois après les premières sorties.

Connaissant l'amplitude des vols, leur orientation vers des silhouettes préférentielles et les plantes hôtes, nous pouvons localiser les sites alimentaires ainsi que les places d'enfouissements diurnes. Dans la plupart des cas, nous préfèrerons appliquer un traitement, qu'il soit de nature chimique ou microbiologique, sur les places d'enfouissement en raison des facilités d'accès, de la présence de la totalité des insectes au moment du traitement et de la plus grande rémanence du produit actif dans le sol à l'abri de l'action des rayons solaires.

De même les connaissances acquises sur l'heure et l'amplitude des vols, la pro-

portion et l'âge des insectes concernés, leurs réactions vis-à-vis de la lumière peuvent permettre d'envisager l'utilisation raisonnée de pièges lumineux comme RAO (1964) l'a réalisé dans la lutte contre *Lachnosterna bidentata* BURM. La recherche de substances attractives présentes dans les feuillages des hôtes préférentiels ou assimilables à une phéromone est cependant à poursuivre, afin d'avoir une attraction plus sélective.

Ces quelques exemples illustrent l'intérêt des données acquises sur cet insecte pour la mise au point de méthodes de lutte appropriées. Bien que son statut actuel ne nécessite pas une intervention systématique, *Phyllophaga pleei* BL. constitue un prototype représentant tout un groupe de Scarabéides.

En effet, non seulement il appartient au genre *Phyllophaga* dont nous avons montré l'importance sur le continent américain, mais de nombreuses similitudes d'ordre écologique et éthologique le rapprochent d'espèces tropicales représentant d'autres genres et même d'autres sous-familles de Scarabéides.

Par exemple parmi les principaux déprédateurs de la Canne à sucre autre que *Phyllophaga*, les adultes de *Desmolepida albohirtum* WATERH., *Lepidiota frencki* BLACK. au Queensland (ILLINGWORTH et DODD., 1921 ; JARVIS, 1917), *Leucopholis irrorata* CHEV. aux Philippines (LOPEZ, 1931), *Clemara smithi* ARR. à l'île Maurice (MOUTIA, 1936), *Cochliotis melolonthoides* GERST. au Tanganyika (JEPSON, 1956), *Anomala orientalis* WATERH. aux Indes (AVASTHY, 1967) ont une période d'activité liée à la pluviométrie ; parmi ceux qui s'alimentent au stade adulte, la plupart sont polyphages et ont un rythme journalier proche de celui de *Phyllophaga pleei* BL.

Reçu pour publication en mai 1973.

SUMMARY

STUDIES ON THE ETHOLOGY, DURING ITS ADULT LIFE, OF *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL.

Many species of the american genus *Phyllophaga* are causing hard damages in pastures, corn fields, young plantations of forest trees and other cultivated plants in Canada and eastern states of the United States. In the West Indies the statute of white grubs on sugar cane is well known in Puerto Rico. There are many investigations on these insects, but few are concerning the ethology of the adults ; so to do that, we choose *Phyllophaga pleei* BL. which is very common in Guadeloupe, as a prototype for the tropical species.

The adult period of activity during the year is defined with different technics, mainly with a black light trap. The daily captures are in relation with the rainfall of the preceding seven days, after the dry season. The studies of the action of temperature and soil humidity on the length of the staying period in the soil of the young beetles confirm the importance of rainfall.

The beetles fly at night to a feeding site, stay on it all the night and return at day in an underground staying cell. The hours and the rhythm of the taking flights are observed and experimented in the Nature. With actograph technics, we study in laboratory the importance of illumination for the starting flight. It seems that an internal rhythm exists.

With liberations of insects we have done many observations on the height and the directions of the flights. Beetles fly towards dark figures of trees which are not too far, in response of visual stimuli. In the morning when daylight arrives, they seek dark sites near the soil at the foot of plants to find their diurnal cell. With individualy marked beetles we have observed the movements of individuals going in and out of the cells, in relation with the sex and their age. Half the insects present inside the cells during the day do not fly off at night and a little more than half of those come back at morning in the same cell.

We have also studied the number of these flights during oogenesis, the situation of mating during it, the importance of the food and the number of insects for the fecundity, and the site where females deposite their eggs.

The biological and ethological observations with many references of those which are known for other scarab beetles are of great interest for preparing adapted methods of control. Even if the actual statute of *Phyllophaga pleei* BL. in the island does not necessit systematical interventions, we must consider that it represents a group of Scarabeids economicaly very important.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AVASTHY P. N., 1967. The problem of white grubs of sugar cane in India. *Proc. int. Soc. Sug. Cane Technol.*, **12**, 1321-1333.

BALACHOWSKY A., MESNIL L., 1936. *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées vol.*, **2**, p. 1289-1303. Paris.

BIANCHI F. A., 1935. Investigations on *Ananola orientalis* WATERH. at Oahu Sugar, Sugar Company Ltd. *Hawaii Plrs' Rec.*, **39** : 334-255.

BONFILS J., OLIVIER P., 1965. Observations sur *Phyllophaga* (*Caenarachis*) *pleei* BL. nuisible aux bananeraies en Guadeloupe. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 725-728.

COUTURIER A., 1967. Sensibilité différentielle du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. vis-à-vis de certaines longueur d'onde du spectre visible. *Ann. Soc. Ent. France* **3**, 767-770.

COUTURIER A., ROBERT P., 1955. Recherches sur le comportement du hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) au cours de sa vie aérienne. *Ann. Épiphyties*. **1**, 19-60.

COUTURIER A., ROBERT P., 1958. Recherches sur les migrations du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Ann. Epiphyties* **3**, 257-329.

COUTURIER A., ANTOINE A., ANDRIEU A. J., 1961. Observations préliminaires sur le déterminisme de l'envol du hanneton commun *M. melolontha* L. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, 190-192.

COUTURIER A. et ROBERT P., 1965. Rythmes d'activité chez quelques *Melolonthides* (Coléoptères) dans « la distribution temporelle des activités animales et humaines ». *Masson et Cie Éd. Paris*, p. 19-35.

CRIDDLE H., 1918. The habits and control of white grubs in Manitoba. *Agric. Gaz. Can.* **5**, 449-454.

CROSS W. H., MITCHELL, 1964. Color chart for marking insects. *J. Econ. Ent.*, **57**, 301.

DANIELS N. E., 1966. Soil insect control and insecticidal residue detection *J. Econ.. Ent.*, **59**, 410-413.

DECKER G. C., BRUCE W. N., BIGGER J. H., 1965. The accumulation and dissipation of residues resulting from the use of aldrin in soils *J. Econ. Ent.*, **58**, 266-271.

ELLERTSON F. E., RITCHER P. O., 1959. Biology of rain beetles, *Pleocoma* sp. associated with fruit trees in Wasco and Hood River Countries. *Agric. Exp. Sta. Oregon state Coll., Corvalis*, 42 p.

EVANS W. G., GYRISCO G. G., 1958. The influence of light intensity on the nocturnal emergence of the european chafer. *Ecology*, **39**, 761-763.

EVANS W. G., GYRISCO G. G., 1959. A study on the flights habits of the european chafer. *Ent. Exp. App.*, **2**, 21-26.

FLEMING W. E., 1969. Attractants for the japanese beetle. *Agric. Res. Serv. U. S. D. A. Tec. Bull.*, 1939, 87 pp.

FLORES S. C., ABARCA M. R., 1961. Principales plagas de la câna de azucar en Mexico. *Inst. Mejor. Prod. Azuc., bol. divul.*, **4**, 101 p.

FROST S. W., 1954. Response of insects to black and white light. *J. Econ. Ent.*, **47**, 275-278.

FROST S. W., 1957. The Pennsylvania insect light trap. *J. Econ. Ent.*, **50**, 287-292.

GRUNER L., 1969. Le hanneton antillais *Phyllophaga pleei BL.* et ses dégâts en zone bananière de la Guadeloupe (*Coléoptère : Scarabaeidae*). *VIIe Cong. Carib. Food Crops Soc.*, 148-155.

GUPPY J. C., HARCOURT D. G., 1970. Spatial pattern of the immature stages and teneral adults of *Phyllophaga* sp. (*Coleoptera : Scarabaeidae*) in a permanent meadow. *Canad. Ent.*, **102**, 1354-1359.

HAMMOND G. M., 1931. The white grub situation in eastern Canada. *Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario*, **61**, 69-73.

HAMMOND G. H., 1960. La répression des Vers blancs (Hannetons) dans l'Est du Canada. *Min. Agric. Can., Publication 1969*, 11 p.

HAWLEY Ira M., 1949. The effect of summer rainfall on japanese beetle populations. *New York Ent. Soc.*, **57**, 167-176.

HAYES J. T., WHEELER A. G., 1968. Evidence for a sex attractant in *Heminepidius decoloratus* (*Coleoptera : Blateridae*). *Canad. Ent.*, **100**, 207-208.

HENZELL R. F., 1970. Phenol, an attractant for the male grass grub beetle. *Costelytra zealandica* (WHITE). *N. Z. Journ. Agric. Res.*, **13**, 294-296.

HOLMANN J. R., 1968. The effect of weather upon activity and population size in the sugarcane beetle. *Euetheola rugiceps* (LECONTE) *Diss. Clemson University*, Ph. D. 66 p.

HURPIN. B., 1955. Évolution des testicules et diapause de *Melolontha melolontha* L. *C. R. Acad. Sc.*, **241**, 1861-1863.

HURPIN B., 1956. Sorties et vols préalimentaires diurnes chez le hanneton commun (*Melolontha melolontha*). *Rev. Soc. Sav. Haute Normandie*, nº 1, 87-101.

HURPIN B., 1956. Influence des conditions atmosphériques sur les sorties préalimentaires du hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). *Ann. Épiphyties.*, **2**, 333-361.

ILLINGWORTH J. P., DODD A. P., 1921. Australian sugar cane beetles and their allies. *Bull. Bur. Sug. Exp. Stns. Qd. Div. Ent.*, **16**, 104 p.

JACOBSON H., 1965. Insect sex attractant. *Inter. Sciences pub. New York*, 154 p.

JARVIS E., 1917. Notes on the habits and metamorphosis of *Lepidiota frencki* BLACK. *Bull. Bur. Sug. Exp. Stns Qd. Div. Ent.*, **5**, 14 p.

JARVIS J. L., 1966. Studies of *Phyllophaga anxia* (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*) in the sandhills area of Nebraska. *J. Kans. Ent. Soc.*, **39**, 401-409.

JEPSON W. F., 1956. The biology and control of the sugar cane chafer beetles in Tanganyika. *Bull. Ent. Res.*, **47**, 377-387.

JOHNSON C. G., 1969. *Migrations and dispersal of insects by flight.* Ed. Methuen and Co London, p. 763.

KING E. W., 1963. The effect of temperature and rainfall on the spring emergence pattern of the carrot beetle, *Ligyrus gibbosus*. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **56**, 826-829.

KING E. W., 1969. Determination of the optimum rainfall conditions for spring emergence of the carrot beetle, *Ligyrus gibbosus* (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **62**, 1336-1339.

LANDA V., 1960. Origin development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). *Acta societatis entom. Tchecosloveniae*, **57**, 4.

LOPEZ A. W., 1931. *Rep. Philipp. Sug. Ass. Res. Bur.*, 273 p.

MARTORELL L. F., M. GAUD S., 1965. Status of important insect pests of sugar cane in Puerto Rico and their control. *Proc. Cong. Int. Sug. Cane Tech.*, **12**, 1298-1296.

MCGOVERN T. P., FIORI B., BEROZA M., INGANGI J. C., 1970. Propyl 1,4 -benzo-dioxan 2 carboxylate, a new attractant for the european chafer (*Amphimallon majalis*) *J. Econ. Ent.*, **63**, 168-171.

MILNE A., 1959 *a*. Biology and ecology of the garden chafer *Phyllopertha horticola* L. V. The flight season : sex proportion *Bull. Ent. Res.*, **50**, 39-62.

MILNE A., 1959 *b*. VI. The flight season reproduction states of females. *Bull. Ent. Res.*, **50**, 467-86.

MOUTIA L. A., 1936. The sugar cane white grub *Phytalus smithi* ARR. in *Mauritius*. *Proc. Int. Soc. Sug. Cane. Technol.*, **5**, 436-445.

NAIRN I. D., WONG H. R., 1965. Field Key to adult june beetles (*Phyllophaga* sp.) attacking coniferous plantations in Manitoba. *Ent. Soc. Manitoba Proc.*, **4**, 33-35.

NEISWANDER C. R., 1963. The distribution and abundance of may beetles in Ohio. *Ohio Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, **951**, 35 p.

OSBORNE C. D., HOYT C. P., 1970. Phenolic resins as chemical attractants for males of the grass grub beetle *Costelytra zealandica*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **63**, 1145-1147.

RAO S. B., 1964. The use of light traps to control the cockchafer *Lachnosterna bidentata* BURM. in Malayan rubber plantations. *J. Rubb. Res. Inst. Malaya*, **18**, 243-252.

RAO S. B., 1968. Cockchafers. *Rubb. Res. Inst. Malaya Planter's bull.*, **97**.

REINHARD H. J., 1940. The life history of *Phyllophaga lanceolata* (SAY) and *P. crinita* (BURM). *J. Econ. Ent.*, **33**, 572-578.

RŒLOPS W. L., PULVER D. W., FENG K. C., GAMBELL F. L., 1967. Attractancy tests with chromatographed european chafer extracts. *J. Econ. Ent.*, **60**, 869-870.

SCARAMUZZA L. C., 1959. A list of insects and animals affecting sugarcane in Cuba. *Proc. Cong. Int. Soc. Sug. Cane Tec.*, **10**, 944-999.

SCHNEIDER F., 1952 *a*. Auftreten und Ovarialentwincklung der Maikäfer *Melolontha vulgaris* F. *M. hippocastani* F. und *M. hippocastani* v. *nigripes* Com. an der alpinen Verbreitungsgrenze im hinterrheintal. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25**, 111-130.

SCHNEIDER F., 1952*b*. Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befalls Konzentrationen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **25**, 269-340.

SOO HOO C. F., ROBERTS R. J., 1965. Sex attraction in *Rhopaea* (*Coleoptera : Scarabaeidae*). *Nature*, **205** (4972), 724-725.

SOUTHWOOD T. R. E., 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations.* Ed. Methuen and Co London, 301 p.

SRIVASTAVA B. K., KHAN R. M., 1963. Bionomics and control of *Holotrichia insularis*. *Ind. J. Ent.*, **25**, 347-354.

STENGEL M., MEDIONI J., 1968. Étude électro-rétinographique de la sensibilité spectrale de l'œil composé chez le hanneton commun *Melolontha melolontha*. *Jour. Physiol.*, **60**, sup. 1, 310-311.

SWEENEY C., 1967. The *Scarabaeoidea* associated with sugar cane in Swaziland an account of preliminary investigations into the bionomics and control. *Swaziland Ministry Agric. Res. Bull.*, nº 16, 163 p.

SWEETMAN H. L., 1931. Preliminary report on the physical ecology of certain *Phyllophaga*. *Ecology*, **12**, 401-422.

TASHIRO M., FLEMING W. E., 1954. A trap for european chafer surveys. *J. Econ. Ent.*, **47**, 618-623.

TASHIRO M., HARTSOCK J. G., ROHWER G. G., 1967. Development of Blacklight traps for european chafer surveys. *Agric. Res. Serv. U. S. D. A. Techn. Bull.*, **1366**, 52 p.

TASHIRO H., GYRISCO G. G., *et al.*, 1969. Biology of the european chafer *Amphimallon majalis* (RAZ) in Northeastern United States. *N. Y. State Agric. Exp. Stat. Cornell. Univ. Bull.*, **828**, 71 p.

TRAVIS B. V., 1939. Habits of the june beetle *Phyllophaga lanceolata* (SAY) in Iowa. *J. Econ. Ent.*, **82**, 690.

WOLCOTT G. N., 1960. The rise and fall of the white grubs in Puerto Rico. *The Amer. Natur.*, **84**, 183-193.